

Pathologische Pflanzenanatomie

In ihren Grundzügen

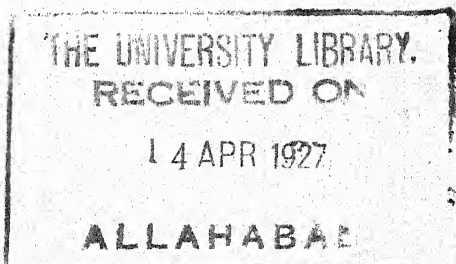
dargestellt von

Dr. Ernst Küster

Professor der Botanik an der Universität Giessen

Mit 285 Abbildungen im Text, darunter 2 farbigen

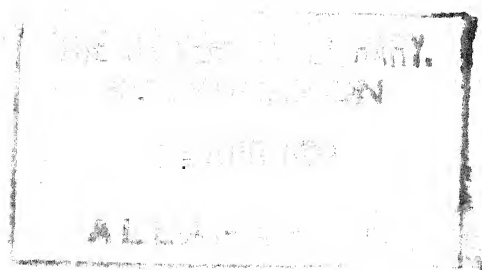
Dritte, neu bearbeitete Auflage



Verlag von Gustav Fischer in Jena
1925

43658 B88

Alle Rechte vorbehalten



Vorwort zur dritten Auflage.

Die neue dritte Auflage unterscheidet sich von der zweiten zwar nicht so auffällig wie diese von ihrer Vorgängerin, da die Anordnung des Stoffes in ihr dieselbe geblieben ist wie in der vorangehenden; gleichwohl darf auch die neue Auflage als das Ergebnis einer durchgreifenden Umarbeitung bezeichnet werden. Viele Abschnitte des Buches mußten völlig neu bearbeitet werden, in fast allen anderen erwiesen sich Hinweise auf zahlreiche neue Tatsachen und viele neue kritische Betrachtungen über die Mitteilungen früherer und späterer Autoren als notwendig. Mit nur geringen Veränderungen glaubte ich in dem den Gallen gewidmeten Kapitel und bei den Betrachtungen über die Ökologie der pathologischen Gewebe auskommen zu können. Völlig neue Gestalt haben die über Panaschierung handelnden Kapitel und viele Abschnitte der Entwicklungsmechanik gefunden. Auch viele der histogenetischen Paragraphen unterscheiden sich wesentlich von dem in der zweiten Auflage Vorgetragenen. Überall habe ich mich bemüht, auch auf die in früheren Arbeiten verstreuten Mitteilungen über Beobachtungen pathologisch-anatomischer Art die Aufmerksamkeit zu lenken.

Die Verteilung des Stoffes bringt es mit sich, daß die nämlichen Erscheinungen sowohl im allgemeinen wie im speziellen Teil und in diesem an mehr als einer Stelle zu behandeln sind; ich glaubte daher, bei der Abfassung des Sachregisters mit Hinweisen nicht sparen zu sollen, um alle Mitteilungen des Buches leicht zugänglich zu machen.

Die Kürzungen, die ich auch diesmal wieder vielen Literaturnachweisen und manchen Abschnitten des Textes geben zu dürfen glaubte, blieben gegenüber den neuen Zusätzen gering, so daß die neue Auflage um mehr als 100 Seiten stärker geworden ist als die vorige; die Zahl der Abbildungen hat sich von 209 auf 285 vermehrt.

Die den Werken anderer Autoren entnommenen Figuren teilen in der Legende den Namen ihrer Autoren mit. Diejenigen Abbildungen, die einen Autornamen vermissen lassen, sind nach Zeichnungen und Photo-

graphien des Verfassers selbst hergestellt worden. Viele von ihnen sind aus den früheren Auflagen und anderen Veröffentlichungen des Verfassers, namentlich seinem Werk über „Die Gallen der Pflanzen“ (S. Hirzel-Leipzig) bereits bekannt. Die beiden farbigen Figuren im ersten Kapitel entstammen dem „Lehrbuch der Botanik für Mediziner“ (F. C. W. Vogel-Leipzig).

Große Schwierigkeiten hat diesmal die Bearbeitung der ausländischen Literatur gebracht. Herrn Prof. F. A. F. C. Went-Utrecht, in dessen Institutsbibliothek ich wiederholt arbeiten durfte, danke ich sehr für seine Gastfreundschaft.

Im allgemeinen konnte ich versuchen, die neue Literatur bis November 1924 zu berücksichtigen. Arbeiten, die mir erst während des Druckes zugänglich wurden, habe ich zum Teil noch beim Lesen der Korrekturen hier und da berücksichtigen können, zum Teil wenigstens in den „Nachträgen“ namhaft gemacht.

Herrn Dr. Gustav Fischer, meinem Verleger, danke ich sehr für das freundliche Entgegenkommen, mit dem er sich um schnelle Herstellung und gute Ausstattung des Buches bemüht hat.

Herrn Erich Schneider-Gießen habe ich für die eifrige Unterstützung beim Lesen der Korrekturen zu danken.

Gießen, Februar 1925

KÜSTER.

Inhaltsverzeichnis.

Vorwort	Seite III
Einleitung	1
Abnorm und pathologisch; Definition. — Aufgaben der pathologischen Pflanzenanatomie.	

Spezieller Teil.

1. Panaschierung	9
1. Panaschierungen mit unscharf umgrenzten Arealen	11
a) Zebrapanaschierung	11
b) Geaderte Panaschierung	13
c) Verblichene Blattränder	14
d) Fleckenpanaschierung	14
2. Panaschierung mit scharf umgrenzten Arealen	18
Äußere Erscheinung	19
1. Marginale Panaschierung	19
2. Sektoriale Panaschierung	20
3. Marmorierte und pulverulente Panaschierung	25
Progressive und regressive Panaschierung 28. — Inversion der Panaschierung 28. — Flächenwachstum und Asymmetrie panaschierter Blätter 29. — Blattrand und Blattrandzähne 29. — Stoffwechselprodukte panaschierter Blätter 30. —	
Verteilung und histologische Struktur der grünen und blassen Gewebe	30
Stufenbau panaschierter Blätter 30. — Achsen panaschierter Sprosse 32. — Spreitendicke 33. — Mesophyllbau 35. — Leitbündel 36. — Epidermis, Stomata 36. — Chromatophoren 36.	
Entwicklungsgeschichtliches	37
Entstehung blasser Sektoren 37. — Periklinalchimären 38.	
2. Etiolement und verwandte Erscheinungen	40
Definition 40. — Chromatophoren 40. — Hemmungen in der Gewebeausbildung 41, — der Haarbildung 41. — Zellinhalt 42. — Anthozyan 42. — Größe der Zellen 42. — Entwicklung von Mark und Rinde 43. — Pollen 44. — Drehwuchs 44. — Anthozyan 44. — Endodermis 44.	
Hungeretiolement 45. — Wirkung der Parasiten 46. — Wirkung der Luftverunreinigungen 46. — Wirkung nachträglicher Belichtung 46.	
Thallophyten: Algen, Pilze, Flechten 47. — Moose, Farne 48. — Koniferen 48. — Blütenorgane 48.	

	Seite
3. Hyperhydrische Gewebe	49
Ätiologie, Histologische und entwicklungsgeschichtliche Merkmale 49	
1. Lentizellen- und Rindenwucherungen	49
Habitus und Anatomie der Lentizellenwucherungen 50. — Entwicklungsgeschichte 51. — Verbreitung 51. — Bedingungen ihrer Entstehung 52. — Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rindenwucherungen 54. — Bedingungen ihrer Entstehung 59.	
2. Intumeszenzen	60
Habitus und Verbreitung 60. — Histologie und Entwicklungsgeschichte 62. — Veränderungen der Blätter 62. — Aurigo 64. — Veränderungen der Epidermis 65. — Schließzellen 66. — Drüsenhaare 66. — Phelloderm 66. — Blüten und Samen 66. — Intumeszenzen am Perikarp der Leguminosen 66. — Perldrüsen 68. — Bedingungen der Intumeszenzbildung 70. — Lebensdauer der Intumeszenzen 72.	
3. Abnorme Trennungsgewebe	73
4. Wundgewebe und Regeneration	76
1. Kallus	76
Kryptogamen 77, Phanerogamen 78 ff.	
Äußere Form des Kallus	78
Ursprung des Kallus	79
Entwicklungsgeschichte des Kallus	80
Kallus aus primären Geweben 80. — Mesophyll in Frostblasen 83. — Wollstreifige Äpfel 84. — Kallus des Kambiums 85, — der sekundären Rinde 88. — Markflecke 89. — Kallus des Markes 89, — des Holzparenchyms 90.	
Histologische Struktur des Kallus	91
Auftreten von Tracheiden 92, — von Steinzellen 92. — Hautgewebe des Kallus 94. — Wundhaare 95. — Kristalle, Sekretorgane usw. 96.	
Bedingungen der Kallusbildung	96
Einfluß der Luftfeuchtigkeit und anderer äußerer Bedingungen 98. — Polarität 99.	
2. Thyllen	100
Geschichtliches	101
Histologie der Thyllen	101
Form der Thyllen 101. — Größe 102. — Kern, Membranen 102. — Steinthyllen 103. — Lückenparenchym 104. — Pektinwarzen 104. — Zellinhalt 105. — Mehrzellige Thyllen 108.	
Bedingungen der Thyllenenbildung	106
Verbreitung der Thyllen	107
Siebröhrenthyllen 107. — Thyllen der Milchröhren 108.	
Thylloide Füllungen von Interzellularräumen	108
Sekretlücken und Harzgänge 108. — Atemhöhlen 109. — Luftegefüllte Interzellularräume anderer Art 112.	
3. Wundholzung und Wundrinde	113
Entwicklungsgeschichte des Wundholzes	113
Histologische Zusammensetzung des Wundholzes und der Wundrinde	117
Faserverlauf in Wundholz und Wundrinde	120
Umlagerungen der Kambiumzellen nach Entgipfelung 121. — Querlaufende Gefäße und Siebröhren 123. — Drehwuchs 123. — Knäuelbildungen 124. — Maserstruktur 124.	

	Seite
c) Beutelgallen	198
Abnorme Kambien in Mark und Rinde	124
Kambium im Mark 124, — in der Rinde 126. — Knollen- masern, Rindenknollen 128.	
Äußere Form und Entwicklungsdauer des Wundholzes	131
Krebs, Frostleisten 132. — Rindenwucherung 133.	
4. Wundkork	133
Wundkork und Metakutisierung 134. — Entwick- lungsgeschichte des Wundkorkes 135. — Progressive Korkbildung 137. — Histologische Charaktere des Wundkorkes 138. — Korkwucherungen 140. — Einfluß äußerer Bedingungen auf die Korkbildung 141. — Ausbleiben der Wundkorkbildung 143. — Unvollkommene Wundkorkbildung 143. — Lithiasis 144.	
5. Gummi- und Harzbildung	144
Schutzholz	146
Malteserkreuze 146. — Wirkung äußerer Bedingungen 148. — Mikrochemie 148.	
Gummihaltige Zellhäute	149
Gummifluß	150
Harzfluß und Balsamfluß	154
Harzgallen	154
6. Regeneration	156
A. Regeneration der Zelle	157
Regenerative Membranbildung 157, — nach Plasmolyse 158. — Verletzung 160 — und lokaler Tötung 161. — Qualität der Restitutionsmembranen 162. — Wundverschluß durch Dege- neration des Plasmas 162. — Bedingungen der Membran- neubildung 164. — Einfluß des Zellkernes 165. — Fraktio- nierte Wundheilung 168. — Ersatz der lebenden Zellbestand- teile 168.	
B. Regeneration der Gewebe	168
Durchwachsen von Rhizoiden und Haaren 168. — Füllung toter Zellen durch die Nachbarinnen 170. — Direkte und indirekte Neubildung 171.	
Neubildung und Ergänzung der Vegetationspunkte	171
Wurzelspitzen 171. — Sproßspitzen 173. — Blätter 173. — Kryptogamen 174.	
Restitution von Geweben und Gewebegruppen	175
Ergänzungen durch Kallusvermittlung 176. — Ergänzung der Epidermis 177, — der Leitbündel 179. — Thallophyten 183.	
5. Gallen	184
Definition	184
Die gallenerzeugenden Tiere und Pflanzen	185
Die gallentragenden Pflanzen	186
Organoide und histioide Gallen	186
Prosoplasmatische und kataplasmatische Gallen 187. — Be- teiligung der verschiedenen Gewebeformen 188. — Wachstum der Zellen 188. — Teilung der Zellen 189. — Teilungs- richtung 189. — Freie und umschlossene Gallen 191. — Diffe- renzierung des Gallengewebes 191. — Dorsiventrale und radiäre Gallen 194.	
1. Entwicklungsgeschichte und äußere Form der histioiden Gallen	195
a) Haar- und Filzgallen	195
b) Blattrollungen und Blattfaltungen	197

	Seite
d) Krebsgallen	200
e) Umwallungsgallen	201
Kombination von Beutelbildung und Umwallung 202. — Anasgallen 203.	
f) Markgallen	203
g) Lysenchymgallen	204
Pleomorphismus prosoplasmatischer Gallen	205
2. Die Gewebe der histioiden Gallen	206
a) Epidermis	207
Kutikularepithel	209
Schließzellen	211
Trichome	214
b) Grundgewebe	222
Mechanische Gewebe	222
Verteilung in der Galle 223. — Öffnungsmechanismen 223. — Ungleichmäßig verdickte Steinzellen 226.	
Stoffspeichernde Gewebe	228
Assimilationsgewebe	229
Sternparenchym	229
Sekretorgane, Kristalle, Anthozyan	230
c) Primäre Gefäßbündel	231
d) Sekundäre Gewebe	234
Gallenholz 236. — Harzgänge 238. — Rinde 239. — Neubildung von Meristemen 239. — Kork 240. — Dentizellen 240.	
3. Histologischer Bau der organoiden Gallen	240
Hexenbesen 241. — Wirrzöpfe 242. — Blütengallen 242.	

Allgemeiner Teil.

1. Histogenese der pathologischen Gewebe	245
Pathologische Gewebe aus normalen Anteilen 246. — Heterotopie 246. — Leitbündelnetz 249. — Heterochronie 249. — Doppelte Jahresringe 249. — Abnorm geformte Gewebe 251. — Verbänderungen 251. — Terata 252. — Periklinalchimären 252. — Quantitative und qualitative Anomalien 254. — Hypoplasie, Hypertrophie, Hyperplasie 254.	
1. Hypoplasie	254
Definition; Allgemeines über Hemmungsbildungen 255.	
a) Quantitative Hypoplasie	256
Größe der Zellen 257. — Zahl der Zellen 260. — Schattenblätter 261. — Navismus 263. — Zwergbäumchen 263.	
b) Qualitative Hypoplasie	265
Unvollkommene Entwicklung der Zelle	265
Hypoplastische Ausbildung der Zellmembran: geringes Dickenwachstum 265, — chemische Veränderungen 267, — Lösungserscheinungen 268, — Festigkeit der Membran 269. — Hypoplasie der Chromatophoren 269, — ihre Zahl 270, — ihr Farbstoff 270. — Wirkungen äußerer Bedingungen auf die Chromatophoren 270. — Kristalle 272. — Zystolithen 273. — Anthozyan 273.	
Unvollkommene Differenzierung der Gewebe	274
Koloniebildende einzellige Organismen 274. — Gewebe der vielzelligen Gewächse 275. — Epidermis 275. — Schließzellen	

276. — Haare 278. — Verschleimte Epidermiszellen 278. — Mesophyll 279. — Leitende und mechanische Gewebe 280. — Anatomie der Blüten und Früchte 281. — Sekundäre Gewebe 282. — Regressive Gewebeeränderungen 282. — Kryptogamen 282, — insbes. Siphoneen 284.	
Hemmung der Zellteilung bei fortgesetztem Wachstum . . .	285
Hypoplasie in der normalen Ontogenese	288
2. Umdifferenzierung und Rückdifferenzierung	289
a) Veränderungen des Zellinhalts	290
Chlorophyllbildung 290. — Anhäufung von Stärke und Eiweiß 292. — Anthozyanbildung 294.	
b) Veränderungen der Zellmembran	294
Wandverdickungen 294. — Metakutisierung u. ähnl. 295.	
3. Wachstumsanomalien	296
a) Qualitative Wachstumsanomalien	296
Abnorme Lokalisation des Flächenwachstums 296. — Kugelhefe u. ähnl. 299. — Lokale Hemmung des Wachstums 301. — Involutionsformen der Bakterien, Algen usw. 301. — Verzweigte Fasern und Parenchymzellen 303.	
b) Quantitative Wachstumsanomalien	306
Hypertrophie 306. — Verhalten verschiedener Zellenarten 307. — Intensität des abnormen Wachstums 309. — Form der hypertrophierten Zellen 310. — Abnorme Gewebepportionen 312. — Differenzierungsschicksal abnorm großer Zellen 315, — ihre Membranen 315, — ihre Inhaltskörper 315. — Wachstumsanomalien der Kerne und Chromatophoren 316.	
c) Gleitendes Wachstum	316
VÖCHTINGsche Idioblasten 317. — Urophlyctisgalle 317. — Rübenkropf 318. — „Pflanzenkrebs“ 321.	
4. Teilungsanomalien	323
a) Qualitative Teilungsanomalien	324
Abnorm gerichtete Querwände 324. — Abnorme Verteilung des Zellinhalts 326. — Ungleich große Tochterzellen 326. — Chloroplastenfreie Zellen 328. — Inäquale Zellteilungen bei panaschierten Pflanzen und buntem Coleus 330. — Abnorme Zellteilungsmechanik 333. — Abnorme Zellteilung nach Plasmolyse 334. — Freie Zellenbildung 335. — Abnorme Karyokinesen 335. — Abnorme Reduktionsteilungen 337. — Abnorme Chromatophorenteilungen 337. — Vielkernige Riesenzellen 337.	
b) Quantitative Teilungsanomalien	340
Hyperplasie 340. — Furchung 340. — Richtung der abnormen Teilungen 343. — Meristembildung 344.	
5. Qualität und Differenzierung der Gewebeneubildungen . .	344
Homöoplasmatische 344 — und heteroplasmatische Gewebe 348. — Kataplasmatische und prosoplasmatische Bildungen 349.	
6. Verwachsung	351
Verwachsung bei Transplantation 351. — Niedere Pflanzen (Algen, Pilze, Moose, Farne) 352. — Totale und partielle Verwachsung 353. — Verwachsung der Gallengewebe 354. — Lazinierte Spreiten 356. — Verwachsungen in Blüten und Blattknospen 356. — Bedeutung der Leitbündelbildung 356. — Monokotyledonenpfropfung 357. — Polarität 357. — Demarkationslinie 358. — Lösung nekrotischer Gewebeanteile 359.	

	Seite
7. Spaltung der Gewebe	359
Turgorsteigerung und Zellenwachstum 359. — Laubfall 360. — Wirkungen der Gewebespannungen 361. — Gallen 361. — Endogene Neubildungen 364. — Frostwirkungen 364. — Milchglanz 364.	
8. Zellfusion	365
Fusion von Plasmamassen 365. — Zellfusion in Gallen 365. — Chaetocladiumgalle 366.	
9. Degeneration und Nekrose	367
Ungleiche Widerstandsfähigkeit der Geschlechter 368. — Einfluß des Alters 368. — Bedeutung der histologischen Charaktere 368. — Zellen mit unvollständigem Inhalt und Zellen pathologischer Gewebe 369.	
Symptome	369
Vakuolige Degeneration des Zytoplasmas	370
Körnige Degeneration des Zytoplasmas	370
Lebendfällung	370
Fettige Degeneration, Glykogendegeneration, Zellulose Degeneration	370
Degenerative Membranverdickungen	371
Fremdkörper tierischen Ursprungs in lebenden Zellen	373
Vakuolige Degeneration des Zellkerns	375
Körnige Degeneration des Zellkerns	376
Schwund des Chromatins und der Nukleolarsubstanz	376
Schwund der Blepharoplasten	376
Amitose	376
Vakuolige und fettige Degeneration der Chromatophoren	377
Schwund und Entfärbung der Chromatophoren	377
Kontraktion und Zerfall der Chromatophoren, Plasmoschise	378
Partielle Degeneration	378
Zytoplasma, Zellkerne, Chromatophoren	378
Kombination mit progressiven Veränderungen	379
Hydropische Degeneration	380
Nekrose	380
Symptome	380
Differenzierte Nekrose 381. — lokale Nekrose 381. — Sordago 381. — Ergrauen der Blätter 381.	
Nekrotische Trennungszellen	382
Nekrose einzelner Gewebe	382
Epidermis 382. — Stomata 382. — Leitbündel 383. — Xylem 383. — Phloëm 383. — Bastfasern 385.	
Wirkungen toter Zellen auf die Nachbarschaft	385
10. Zytolyse	386
Verflüssigung, Resorption, Entholzung 387. — Wirkung der Parasiten 388. — Lösung von Kork 389, — von Blattfasern 390. — Zersetzung des Holzes 391.	
11. Allgemeine Bemerkungen zur Histogenese der pathologischen Gewebe	391
Neue Zellformen in abnormen Geweben	392
Größe der Zellen 394. — Form der Zellen 396. — Innere Ausgestaltung der Zellen 396. — „Neue“ Zellformen 397. — Keine Spezietät der Gewebe 400. — Phylogenetische Erwägungen 402. — Gallen der Adelges 402. — Haare an sonst kahlen Pflanzen 403. — Wundholz 403.	

	Seite
2. Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe	405
a) Reaktionsvermögen der Zellen	407
Inäquale Zellteilungen	408
Polarität der Zelle	410
Reaktionsvermögen der Zellen verschiedener Gewebe	413
Wandlungen im Reaktionsvermögen der Zelle	414
b) Reizursachen und Reizreaktionen	414
Realisations- und Determinationsfaktoren 415. — Selbstdifferenzierung und abhängige Differenzierung 416. — Kraftwirkungen und Reizwirkungen 416. — Spezifische Veranlassung und Mittel 420.	
1. Wirkungen mechanischer Kräfte	422
Kraftwirkungen 422. — Wellenholz 423. — Anpassung wachsender Gebilde an den verfügbaren Raum 432. — Die Lehre von der Wirkung der Polarität auf Form und Wachstum der Zellen: Knäuelbildungen 425. — Wirkung des mechanischen Druckes auf den Verlauf von Zellreihen 428. — Passives Wachstum 430. — Retortenzellen 430. — Neubildung von Zellen oder charakteristische Differenzierungsvorgänge 432.	
2. Wirkungen osmotischer Kräfte	436
Wirkung des abnorm hohen Turgordrucks 436. — Struktur der Halophilen 438. — Wirkung der Turgordruckschwankungen 439. — Richtende Wirkung des Wassergefälles auf die Ausbildung der Leitbündel 440.	
3. Wirkungen chemischer Kräfte	441
Anthozyanbildung 442. — Chlorose 443. — Gestaltende Wirkungen chemischer Agentien 443. — KLEBSSche Theorie 444. — H-Ionen 445. — Kupfersalzwirkungen, Stimulationen, Ersatzhydathoden, vermeintliche Chemomorphosen 446. — Chemische Theorie der Gallenbildung 450. — „Künstliche“ Gallen 452.	
4. Wirkungen strahlender Energie	453
Licht	453
Farne 453. — Klinophototropische Blätter 454. — Etiolement 454.	
Wärme	454
Röntgenstrahlen	454
Radiumstrahlen	455
Gurwitsch-Strahlen	455
5. Wirkungen der Korrelationen	455
Allgemeines über Korrelationen 455. — Mannigfaltigkeiten in der Gestaltung abnormer Zellen und Gewebe 457. — Tilgung von Mannigfaltigkeiten 460. — Inverse Differenzierungen 462. — Neuorientierung der Korrelationen 462. — Neoepigensis und Neoevolution 464.	
aa) Korrelationen der Zytogenese	464
Kernplasmarelation	464
Abnorm große Zellen von Spirogyra 464. — Gigas-Formen 464. — Chloralisierung 464. — Polyploide Moose 465. — Bastardpollen 468.	
Chromatophoren-Plasma-Relation	468
bb) Korrelationen der Histogenese	470
Hormone und hormonähnliche Stoffe	471
Leptohormone 472. — Wundhormone 473. — Chromatophorenhemmung 475.	

	Seite
Wirkungen einseitiger Angriffe	475
Kamptotrophismus, Geotrophismus, Heliotrophismus 476. — Rotholz, Zug- und Druckholz 478. — Rotholzanomalien 479.	
Physikalische und physiologische Isolierung	481
Isolierte Blätter 482. — Ringelung der Blätter 483. — Ent- blätterung 483. — Verdunkelung 485. — Entgipfelung 485. — Zweigringelung 488. — Narkotika usw. 489. — Infektion durch Gallentiere und pflanzliche Parasiten 489. — Enthaubung der Moose 489. — Dickschalige Samen 489. Korrelationshyppoplasie 490. — Chemie der Korre- lationshyperplasien 491. Inverse Pflanzen VÖCHTINGS 492. — Polarität 493. Isolierung der Gewebe 494. — Gewebezüchtung 494.	
Anomale Verbindung der Organe	495
Einschaltung von Knollen in den Vegetationskörper 495. — Stiele der Blattstecklinge 496. — Transplantation 497. — Pfropfbastarde 498. — Parasitismus 499. — Bakterien- symbiose 501.	
 3. Ökologie der pathologischen Gewebe	 502
Pathologische und physiologische Pflanzenanatomie 503.	
1. Etiolement	504
2. Aërenchym	505
3. Wundheilung	508
Wundkork 508. — Thyllen 508. — Harze 509.	
4. Ersatzhydathoden und Ersatzpneumathoden	510
5. Paravarianten	512
Sonnen- und Schattenblätter 513. — Schattenachsen 514. — Hygrophile Paravarianten 517. — Halophile Paravarianten 520. — Kleistogame Blüten 520. — Progressive Paravarianten 521. — Jugend- und Folgeform 522. — Endodermisbildung 523.	
6. Funktionelle Anpassung	523
Aktivitätshyperplasie 523. — Mechanische Gewebe 524. — Lei- tende Gewebe 525. — Vikariierende Gewebe 527.	
7. Gallen	529
Fremddienlichkeit	530
Fakultative Gallen	531
Euzezidien	531
Zusammenfassung	532
Nachträge	535
Namen- und Sachregister	537

Einleitung.

Aufgabe der pathologischen Pflanzenanatomie ist die Erforschung derjenigen Strukturen des Pflanzenkörpers, welche als abnorm oder als pathologisch bezeichnet werden. Der scharfen Umgrenzung dieses Arbeitsgebietes stehen große, ja unüberwindliche Schwierigkeiten im Wege.

Abnorm ist alles, was der Norm nicht entspricht; als Norm pflegen wir das aufzufassen, was in der Mehrzahl aller Fälle zutrifft. In gleichem Sinne werden wir die Werte *anomal* und *Anomalien* verwenden und mit ihnen alles das bezeichnen, was dem *νόμος* nicht entspricht und als norm- oder gesetzwidrig uns erscheint.

Vergleichen wir die Blätter eines Zweiges miteinander, so bestätigt sich, daß keines dem anderen gleicht; ja selbst bei Durchsicht einer sehr großen Anzahl Blätter werden sich schwerlich zwei Exemplare finden, die miteinander in allen Punkten übereinstimmen. Je sorgfältiger wir messen, um so deutlicher wird sich zeigen, daß alle Exemplare ungleiche Länge und Breite haben usw., und es wird unmöglich sein, ein Breiten- und Längenmaß zu nennen, welches mehreren der von uns untersuchten Blätter oder gar der Mehrzahl von ihnen zukäme. Trotzdem werden wir sie dem Sprachgebrauch folgend vielleicht alle als normal gestaltet bezeichnen dürfen. Das, was wir die Norm nennen, läßt sich offenbar weder hier noch in irgendeinem anderen Falle mit einer Ziffer für jedes Größenmerkmal zum Ausdruck bringen, sondern nur durch ein Ziffern paar, d. h. durch die Angabe von zwei Grenzwerten, zwischen welchen alle der Norm entsprechenden Werte liegen, und deren Abstand die Breite des Normalen zur Anschauung bringt. Was außerhalb der durch die Grenzwerte bestimmten Breite liegt, ist abnorm.

Diese Begriffserklärung genügt nun freilich keineswegs, um praktisch zu ermitteln, was als normal und was als abnorm zu bezeichnen ist. Es müßte eine überaus große Zahl von Individuen auf die Größe ihrer Organe, auf die Beziehungen der Organe zueinander, überhaupt auf alle ihre Eigenschaften genau geprüft werden, um für alle Eigenschaften die Mittelwerte zu finden; aber selbst wenn solche Messungen angestellt wären, bliebe die Frage, wie wir es mit der Breite des Normalen zu halten hätten, unbeantwortet und ihre Festlegung dem Gutdünken, dem „Takt“ der einzelnen Beurteiler überlassen. Wenn wir allenthalben von der Norm und dem Normalen zu reden gewöhnt sind, entsprechen diesem Gebrauch nur in den seltensten Fällen zuverlässige, auf dem Wege der Messung und Statistik gefundene Werte, vielmehr liegt ihm eine von uns gefaßte Idee der Qualitätenkombination zugrunde, wie wir sie vielleicht in keinem einzigen der von der Natur gelieferten Fälle verwirklicht finden.

Neue Schwierigkeiten bringt das Wort pathologisch. Von Norm und Abnormem sprechen wir gegenüber Kristallen usw. mit gleichem Recht wie in der Lehre von den Organismen; von pathologischen Befunden kann nur bei diesen die Rede sein. *παθεῖν* heißt leiden; pathologisch pflegen wir alle diejenigen Qualitäten der Tiere und Pflanzen zu nennen, durch welche eine dauernde oder vorübergehende Verminderung der Leistungsfähigkeit der Organismen oder ihrer Teile bedingt wird. Es ist hiernach klar, daß z. B. im Dunkeln erwachsene, „etiolierte“ Pflanzen schon deswegen als pathologische bezeichnet werden müssen, weil der Chlorophyllmangel sie unfähig zur Kohlenstoffassimilation macht, und daß die umfangreichen Geschwülste, welche tierische und pflanzliche Parasiten an vielen Gewächsen entstehen lassen, pathologische Veränderungen des Pflanzenkörpers bedeuten, weil ihre Bildung mit nicht geringem Stoffverlust für diesen verbunden ist. Um Stoffverlust — geringfügigen oder beträchtlichen — handelt es sich auch bei allen Wunden; Gewebeveränderungen, welche nach Verwundung eintreten, werden üblicherweise als pathologische eingeschätzt.

Eine befriedigende Umgrenzung des Gebietes des Pathologischen wird uns aber durch alle Erwägungen über Einbuße an Leistungsfähigkeit nicht ermöglicht. Zwei Schwierigkeiten stellen sich von vornherein in den Weg.

Die geforderte Verminderung der Leistungsfähigkeit könnte erst durch den Vergleich des pathologisch veränderten Objektes mit einem entsprechenden unvermindert leistungsfähigen ermittelt werden; der Ermittlung der Werte aber, deren Summe als normale Leistungsfähigkeit einer Zelle, eines Organes oder Individuums anzusprechen wäre, stehen unüberwindliche Schwierigkeiten gegenüber; daß auch hier bei Einschätzung der Breite des Normalen oft genug nur das Gutdünken des einzelnen entscheiden könnte, ist klar. Bei der Beantwortung der Frage, ob irgendwelche beobachteten Veränderungen auf Grund ihrer Wirkungen auf die Leistungsfähigkeit der Zellen usw. als pathologische anzusprechen sind, werden wir daher in vielen Fällen auf Mutmaßungen, d. h. auf die Beurteilung dessen angewiesen bleiben, was die uns vorliegende Pflanze oder das in Rede stehende Organ ohne jene Beeinflussungen *caeteris paribus* vermutlich geleistet hätte.

Zweitens ist nicht zu übersehen, daß viele Schädigungen der Leistungsfähigkeit einer Pflanze herkömmlicherweise nicht als pathologisch, sondern als physiologisch bezeichnet und behandelt werden. Ich rechne hierher diejenigen Phänomene, die man als Alterserscheinungen zu bezeichnen und oft auch abzutun pflegt; die Vorgänge der Borkebildung, die Entstehung des Kernholzes, der Thyllen u. a. m., ferner solche, die sich am Ende einer Vegetationsperiode abspielen: der Tod, den die Annuellen im Herbst erfahren, und der durch die Ungunst äußerer Umstände bedingt wird, die Vernichtung, der die wachsenden Triebspitzen vieler perennierender Gewächse anheim fallen, wenn die Temperatur allzusehr sinkt, die Chlorophyllzerstörung, die dem Sommer- oder dem Herbstlaubfall vorausgeht, sind Vorgänge, die üblicherweise als physiologische bezeichnet werden: man spricht von physiologischem Stoffverlust, physiologischen Wunden, physiologischem Tode, von letzterem auch dann, wenn der Tod nicht naturnotwendig, d. h. allein durch die Veranlagung der ihm verfallenden Organismen oder Organe bedingt scheint, sondern offenbar einer gewaltsamen Tötung durch die äußeren Umstände gleichzusetzen ist. Wenn wir das Vergilben der Blätter

im Sommer und Herbst und manche andere Vorgänge als physiologisch zu bezeichnen uns gewöhnt haben, so kann der Grund dafür nur darin liegen, daß es sich bei ihnen um Phänomene handelt, die regelmäßig im Leben der Organismen und ihrer Generationen wiederkehren, d. h. die immer wieder hervorgerufen werden durch Einflüsse oder durch äußere Bedingungen, die wir ihrer gesetzmäßigen periodischen Wiederkehr wegen nicht als abnorm bezeichnen wollen. Definitionsmäßig festlegen zu wollen, welche Einflüsse und äußeren Bedingungen noch als normal, welche anderen bereits als abnorm zu gelten haben, würde zu denselben Schwierigkeiten führen, auf die wir beim Gebrauch der Worte Norm und normal schon vorhin gestoßen sind.

Immerhin lassen uns diese Erörterungen erkennen, daß bei der Unterscheidung zwischen normal und abnorm, wie sie gang und gäbe ist, auch kausale Erwägungen im Spiele sind: physiologisch nennen wir diejenigen Fälle von Verlust an Substanz und Leistungsfähigkeit, welche durch die für ein bestimmtes Klima, eine bestimmte geographische Lage usw. „normalen“ äußeren Verhältnisse verursacht werden; dieselben oder manche ganz ähnliche Veränderungen am Pflanzenkörper nennen wir pathologische, wenn die sie veranlassenden Umstände zu anderer Zeit oder unter anderen Begleitumständen wirksam werden als gewöhnlich, oder wenn fremdartige äußere Agentien, die nichts mit den gesetzmäßig und naturnotwendig sich wiederholenden zu tun haben — Infektion durch Parasiten und ähnliches — sie hervorrufen. Es wird sich nicht vermeiden lassen, daß Anteile des Pflanzenkörpers, die nicht nur histologisch, sondern auch ätiologisch und ontogenetisch miteinander übereinstimmen, das eine Mal als pathologische, in anderen Fällen als normale zu bezeichnen sein werden.

So unscharf auch die Grenzen zwischen den Arbeitsgebieten der normalen und der pathologischen Pflanzenanatomie sein mögen, so wird für die Mehrzahl der Fälle eine befriedigende Richtlinie gewonnen sein, wenn wir als abnorm oder als pathologisch vor allem diejenigen Erscheinungen bezeichnen, die bei vergleichend-morphologischer Betrachtung als besonders stark vom Durchschnitt abweichend uns auffallen, ferner diejenigen, durch welche — physiologisch und final betrachtet — eine deutliche Herabminderung der Leistungsfähigkeit der Pflanzen oder der Fähigkeit ihrer Teile zu „zweckmäßigem“ Funktionieren herbeigeführt wird, schließlich alle diejenigen, welche durch ungewöhnliche äußere Verhältnisse — hier liegen kausale Erwägungen zugrunde — veranlaßt werden. Diese Art der Stoffungsgrenzung beruht zum guten Teil auf Konvention und darf keinen Anspruch darauf erheben, eine natürliche und zwanglose Einteilung der an den Organismen wahrgenommenen Erscheinungen vorzubereiten. Eine Definition für das Abnorme oder das Pathologische kann aus ihr aber auch aus anderen Gründen nicht abgeleitet werden; denn diejenigen Befunde, die wir herkömmlich als normal bezeichnen, und jene anderen, welche dem wissenschaftlichen Brauche gemäß für unzweifelhaft abnorm oder pathologisch zu gelten haben, verbindet eine Fülle von solchen, deren Zuweisung zu diesen oder jenen dem Gutdünken überlassen bleibt.

Wir müssen daher darauf verzichten, an den Beginn unserer Erörterungen eine befriedigende Definition zu stellen, die das Stoffgebiet, dessen Behandlung das vorliegende Buch zur Aufgabe hat, klar umreißen könnte. —

Bisher haben wir ganz allgemein von dem gesprochen, was am Pflanzenkörper uns als abnorm oder als pathologisch auffallen kann.

Die pathologische Pflanzenanatomie hat es mit dem Studium der abnormen Strukturen der Pflanzenorgane zu tun. In diesem Arbeitsgebiet liegt allerdings die gesamte Pflanzenpathologie insofern inbegriffen, als jede pathologische Äußerung eines Organismus irgendwie mit pathologischen Strukturen seiner Teile sich verbindet, solche voraussetzt oder sie entstehen läßt —, vorausgesetzt, daß wir auch die unscheinbarsten Änderungen der feinsten Strukturen mitrechnen. Mit diesen freilich sollen die nachfolgenden Seiten sich nicht beschäftigen: auf ihnen wird vielmehr durchwegs nur von den groben und größten Strukturänderungen der pflanzlichen Zellen und Gewebe die Rede sein. Diese Beschränkung entspricht dem schon im Titel zum Ausdruck gebrachten Plan, die pathologische Pflanzenanatomie nur in ihren Grundzügen darzustellen: sie wird überdies uns durch den Stand unserer Kenntnisse von den Strukturen der pflanzlichen Elementarteile geboten, der eine zusammenfassende Behandlung der abnormen, der pathologischen Strukturen des Kernes, des Zytoplasmas, der Chromatophoren usw. als verfrüht erscheinen lassen muß. Demnach wird es lediglich unsere Aufgabe sein, vor allem Form und Differenzierung abnormer Gewebe, Größe und Gestalt der Zellen, die Beschaffenheit ihrer Membranen und andere leicht erkennbare Struktureigentümlichkeiten zu beschreiben und mit den entsprechenden Normalbefunden zu vergleichen und die abnormen Zellen- und Gewebearten auf ihre Entwicklungsgeschichte, ihre Entwicklungsmechanik und ihre funktionelle Bedeutung hin zu studieren.

Den umfangreichen Stoff wollen wir in der Weise zu gliedern versuchen, daß wir in einem „Speziellen Teil“ die wichtigsten pathologischen Zellen- und Gewebeformen namentlich auf ihre histologischen und ontogenetischen Merkmale hin beschreiben und hiernach im „Allgemeinen Teil“ zusammenfassend die Histogenese, Ätiologie und Ökologie der beschriebenen Gewebe diskutieren.

Der spezielle Teil soll uns den Gegenstand der Forschung vorführen, mit dem sich die pathologische Pflanzenanatomie befaßt: wir werden daher zunächst eine Beschreibung der wichtigsten Formen pathologischer oder abnormer Zellen und Gewebe zu geben haben und dabei diejenigen als die wichtigsten betrachten, die in der Natur die größte Verbreitung haben. Enzyklopädische Vollständigkeit ist bei diesem Bericht über die verschiedenartigen, bereits bekannten pathologischen Bildungen keineswegs angestrebt, vielmehr werden namentlich von denjenigen, die im Laboratorium durch extreme Bedingungen zu erzeugen sind, und die für die Charakteristik der in der Natur häufigen Krankheitsbilder belanglos oder minder wichtig sind, viele erst im allgemeinen Teil ihre Erwähnung finden.

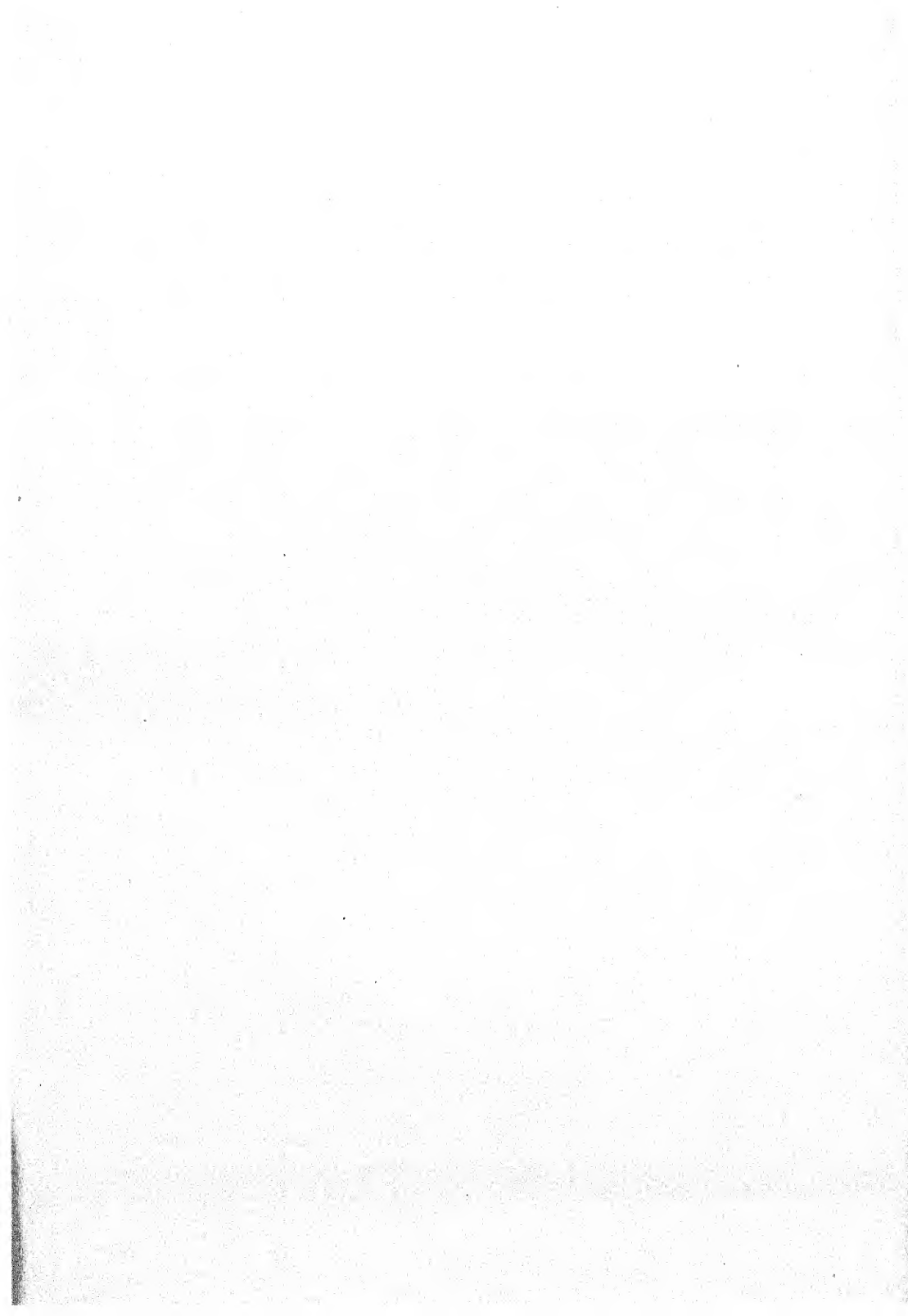
Der spezielle Teil wird seine Aufgabe, über die wichtigsten, verbreitetsten und auffälligsten pathologisch-anatomischen Befunde übersichtlichen Bericht zu erstatten, zu lösen versuchen, indem er in fünf Gruppen alle in Betracht kommenden Erscheinungen einordnet: die erste umfaßt die durch das gemeinsame Symptom der „Buntblättrigkeit“ gekennzeichneten Krankheitsbilder (Panaschierung), die zweite beschäftigt sich mit den bei Verdunkelung eintretenden Symptomen (Etiollement), die dritte mit Gewebeveränderungen, die sämtlich durch starkes Wachstum und meist weitgehende Inhaltsverarmung der Zellen gekennzeichnet und durch abnorme Wasserfülle der Zellen hervorgerufen werden (hyperhydrische

Gewebe); im vierten und fünften Abschnitt werden histologisch sehr heterogene Gewebeformen behandelt werden, einmal alle diejenigen, die durch dasselbe Mittel, durch Verwundung, hervorgerufen werden, und andererseits die biologisch gekennzeichnete Gruppe der durch Parasiten tierischer oder pflanzlicher Art hervorgerufenen Gallen. —

Das wissenschaftliche Interesse, welches das Studium der pathologischen Gewebebildungen der Pflanzen gewährt, liegt zunächst in der Bekanntschaft mit neuen Formen und Strukturen, die es vermittelt. Die pathologische Pflanzenanatomie lehrt, daß der Formenschatz, den der Zellenstaat eines normal entwickelten Individuums repräsentiert, nicht alles das enthält, was die einer Spezies angehörigen Individuen zu entwickeln imstande sind, daß vielmehr in jedem Individuum noch eine Fülle von Entwicklungsmöglichkeiten schlummert, die normalerweise nicht realisiert werden, und die erst dann in Erscheinung treten, wenn bestimmte abnorme Bedingungen auf Zelle und Gewebe wirken. Es wird zu den Aufgaben der pathologischen Pflanzenanatomie gehören, die abnormen Formen und Strukturen nicht nur zu registrieren und entwicklungsgeschichtlich zu erforschen, sondern auch die kausalen Beziehungen zwischen inneren und äußeren Faktoren und den Reaktionen der Pflanzenkörper aufzudecken, so weit diese in der Produktion abnormer Gewebe bestehen.

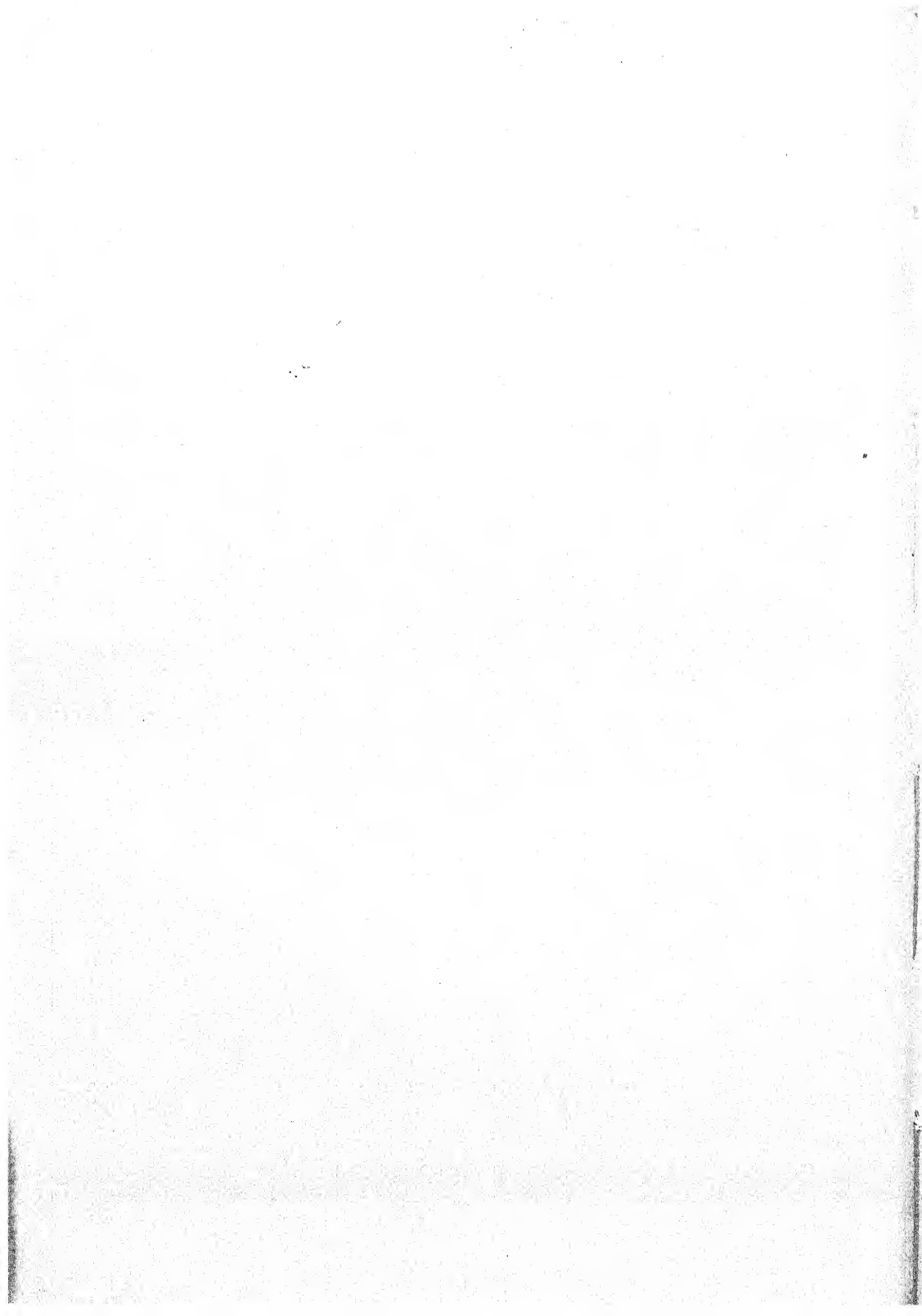
Dieselben wissenschaftlichen Fragen, die bei der Erforschung normaler Zellen- und Gewebeformen gestellt zu werden pflegen, werden auch den Studienobjekten der pathologischen Pflanzenanatomie gegenüber am Platze sein: wir werden daher ferner auch nach der funktionellen Bedeutung der pathologischen Gewebe, nach ihrem Wert für den Organismus zu fragen haben.

Nachdem der erste, spezielle Teil des vorliegenden Buches sich vorzugsweise mit der Aufzählung zahlreicher, weit verbreiteter, abnormer Gewebeformen beschäftigt hat, wird es die Aufgabe des zweiten, allgemeinen Teiles sein, die soeben angedeuteten allgemeinen Fragen in Kürze zu beantworten oder doch wenigstens zu diskutieren. Wir werden dabei nicht nur auf die im speziellen Teil beschriebenen Gewebeformen zurückzukommen haben, sondern auch Gelegenheit finden, noch manche in jenem nicht geschilderten Strukturanomalien kennen zu lernen, insbesondere solche, die in der Natur zwar nicht angetroffen werden, aber im Laboratorium experimentell erzeugt werden können.



Spezieller Teil.

1. Panaschierung.
2. Etiolement und verwandte Erscheinungen.
3. Hyperhydrische Gewebe.
4. Wundgewebe und Regeneration.
5. Gallen.



1. Panaschierung.

Von den Erscheinungen, welche die Gärtner und Züchter als Buntblättrigkeit zusammenzufassen pflegen, ist die der Panaschierung (Albicatio, Variegatio) für den Pflanzenanatomien die ergiebigste, gleichzeitig diejenige, deren pathologischer Charakter im allgemeinen leicht erkennbar ist¹⁾.

Als panaschiert werden gewöhnlich diejenigen Pflanzen bezeichnet, deren Blattwerk nicht normal und völlig ergrünt ist, sondern neben normal grünen blasse Teile aufweist, ohne daß lokal wirkende äußere Einflüsse — Wunden, Pilze, Insektenstiche oder ähnliches — den Ort für die abnorme Chloroplastenentwicklung bestimmt hätten. Panaschierung zeigen vor allem die Laubspresse und Laubblätter, seltener die Früchte. Die Chromatophoren sind in den blassen Organteilen entweder nur unvollkommen zur Entwicklung gelangt oder durch innere Faktoren wieder zur Rückbildung und Entfärbung gebracht worden.

Die blassen Teile der Pflanzen können hinsichtlich der Ausbildung ihres Chromatophorenapparates in verschiedenem Grade von den entsprechenden normal-grünen sich unterscheiden. Zuweilen ist der Farbunterschied zwischen diesen und jenen gering, da auch die blassen Teile noch beträchtliche Mengen Chlorophyll enthalten; z. B. wird *Acer negundo* in verschiedenen panaschierten Formen gezogen, bei welchen die blassen Anteile der Blätter kräftig grüngelb gefärbt sind, oder bei welchen die blassen Teile gelb werden und hie und da noch grüne Flecke — an den Blattzähnen oder an anderen Stellen — aufweisen. Panaschierte Pflanzen, deren blasser Teile gelb sind, werden von den Züchtern als „gelbbunte“

1) Zusammenfassende Arbeiten über die verschiedenen Formen der Panaschierung lieferten LINDEMUTH, Über vegetative Bastarderzeugung durch Impfung (Landwirtsch. Jahrb. 1878, H. 6); Studien über die sogenannte Panaschüre und über einige begleitende Erscheinungen (ibid. 1907, 36, 807); HASSACK, Unters. über d. anat. Bau bunter Laubbl. usw. (Bot. Zentralbl. 1886, 28, 84); PANTANELLI, Über Albinismus im Pflanzenreich (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1905, 15, 1); KRÄNZLIN, Anat. u. farbstoffanalyt. Unters. an panasch. Pfl., Diss., Berlin 1908; LOHR, Die Panachüre (Bot. Zeitg. 1910, 68, 41); KÜSTER, Über sektorale Panaschierung u. andere Formen d. sektorialen Differenzierung (Monatsh. f. naturw. Unters. 1919, 12, 37); KÜSTER, Über weißrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit (Biol. Zentralbl. 1919, 39, 212); CORRENS, Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen I ff. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin Math.-physik. Kl. 1919 XXXIV, XLIV, 1920 VI, 1922 XXXIII); SCHÜRHOFF, Die Plastiden, Berlin 1924 (LINSBAUERS Handb. d. Pfl.-Anat., Bd. 1); FUNAOKA, S., Beitr. z. Kenntn. d. panasch. Blätter (Biol. Zentralbl. 1924, 44, 343); MILOVIDOV, P., S. le probl. de la panachure. Deux cas de provenance de la struct. en forme d'étui des plantes panachées (Public. Fac. Sc. Univ. Charles. Prag 1924, 19). — Den Bedürfnissen des Gärtners dient z. B. GÖSCHKE, Bunte Gehölze. Berlin 1900.

den „weißbunten“ gegenübergestellt, d. h. denjenigen, bei welchen neben normal grünen Teilen rein weiße oder doch nur sehr schwach gefärbte stehen. Zwischen gelbgrün oder gelb und rein weiß vermitteln alle möglichen Schattierungen. Die Ausbildung der Chromatophoren und ihr Gehalt an Chlorophyll entsprechen der Mannigfaltigkeit der unmittelbar wahrnehmbaren Farbtöne: in den blassen Blattanteilen der panaschierten Form von *Iris pseudacorus* u. a. finden sich gelbgrüne Chromatophoren, die den normal grünen in Form und Größe fast völlig gleichen; die rein weißen Teile anderer Gewächse beherbergen in ihren Zellen nur farblose Chromatophoren (Leukoplasten), und bei *Pandanus Veitchii* sind nach WINKLER auch solche nicht mehr nachweisbar¹⁾.

Wenn hier und später von „rein weißen“ oder blassen Anteilen die Rede ist, so wird mit dieser Bezeichnungsweise nur auf die dem Auge zugängliche Erscheinung Bezug genommen; KRÄNZLIN (a. a. O. 1908) hat nachgewiesen, daß auch in den blassen Anteilen panaschierter Pflanzen Chlorophyll in geringen Mengen vorhanden ist. Auf die Frage, ob eine Zelle Chloroplasten verschiedener Färbung beherbergen kann, wird später zurückzukommen sein.

Weiterhin ist zu beachten, daß in den nämlichen Zellen die Färbung der Chromatophoren im Verlauf der Entwicklung eine wechselnde sein kann: bei manchen panaschierten *Tradescantia*-Arten können die jungen Blätter in allen Teilen völlig gleichmäßig grün gefärbt sein; allmählich erst macht sich der Unterschied zwischen grünen und blassen Teilen geltend, indem jene immer kräftiger sich färben, diese immer mehr verblassen und schließlich oft rein weiß werden. Auf den Grad der Entfärbung haben die äußeren Bedingungen weitgehenden Einfluß, und den Gärtnern ist bekannt, daß man an sonnigen Standorten besonders kontrastreiche Individuen erzielen kann. Aus dem „alten Holz“ zurückgeschnittener Pflanzen sieht man nicht selten Zweige mit besonders abwechslungsreicher Zeichnung hervorgehen. MOLISCH²⁾ hat gezeigt, daß auch die Temperatur in manchen Fällen mitspricht: eine panaschierte Form von *Brassica oleracea acephala* bildet im Kalthaus bunte, im Warmhaus rein grüne Blätter. —

Die Begriffserklärung, die oben für die panaschierten Pflanzen zu geben war, läßt bereits vermuten, daß recht ungleichartige Erscheinungen unter diesem der gärtnerischen Praxis geläufigen Ausdruck zusammengefaßt werden. Die Unterschiede sind in der Tat nach morphologischen, anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen und ätiologischen Gesichtspunkten sehr erheblich.

Der Versuch, in die Fülle der Erscheinungen Ordnung zu bringen, führt zur Unterscheidung von zwei Hauptgruppen:

Bei der ersten sind blasse und normalgrüne Anteile der Blätter unscharf umgrenzt, so daß zwischen dem blassen Kolorit und dem normalgrünen alle Übergänge vermitteln.

1) ZIMMERMANN, Über die Chromatophoren in panaschierten Blättern (Ber. d. D. bot. Ges. 1890, **8**, 95); Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle 1893, 81; WINKLER, Unters. über die Stärkebildung in den verschiedenart. Chromatoph. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 525, 547 f.) und SCHÜRHOFF 1924, a. a. O.

2) MOLISCH, Über die Panaschüre des Kohls (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, **19**, 32). Vgl. auch WEIDLICH'S Mitteilung über *Selaginella Watsoniana* (Gartenflora 1904, 586). — Weitere Beispiele bei SCHÜRHOFF a. a. O.

Bei der zweiten sind die verschiedenfarbigen Anteile scharf von einander abgesetzt; auch Lupe und Mikroskop lassen keine Übergänge erkennen: wir entdecken im Mesophyll nur normalgrüne und verblaßte Chromatophoren, während bei den zur ersten Gruppe gerechneten Fällen in benachbarten Zellen Chloroplasten von zu- bzw. abnehmendem Chlorophyllgehalt gefunden werden.

Ob die den beiden Gruppen angehörenden Erscheinungen auch noch in anderen als in dem Merkmal der blassen Farbe miteinander übereinstimmen¹⁾, mag dahingestellt bleiben.

Die Zugehörigkeit einer „bunten“ Pflanze zu einer der beiden hier unterschiedenen Gruppen ist mit Hilfe der Lupe, meist sogar von dem unbewaffneten Auge zu entscheiden möglich.

1. Panaschierungen mit unscharf umgrenzten Arealen.

Die Übergangszonen oder hofartigen Ränder, welche die normalgrünen und die verblaßten Spreitenanteile von einander trennen, nehmen mehrere Zellenbreiten in Anspruch, ja können eine Breite von mehreren Millimetern erreichen.

Nach der Form der grünen und blassen Areale und nach ihrer Verteilung unterscheiden wir folgende Gruppen:

a) Zebra-panaschierung, d. h. solche, bei welcher Blätter zebraartig quergestreift erscheinen, ist bisher nur für Koniferen und Monokotyledonen bekannt²⁾; am häufigsten sieht man die zebra-panaschierte *Eulalia japonica* (Fig. 1), deren Blätter eine Folge langer normalgrüner und schmaler, querbandartiger, blasser Zonen darstellen. Daß das Breitenverhältnis der grünen und blassen Zonen innerhalb weiter Grenzen schwankt, erläutern die Abbildungen. Die vermittelnden Übergänge zwischen grünen und blassen Arealen können sehr breit sein.

Die blassen Querbänder der *Eulalia*-Blätter sind nicht immer gleichmäßig gefärbt, sondern oft von grünen Längslinien durchzogen, indem das den Leitbündeln — namentlich das der Mittelrippe — anliegende Gewebe chlorophyllgrün bleibt. Außerdem ist ein grüner Ring um alle feinen Wunden sichtbar, welche manche Insekten den Blättern beibringen (Fig. 2)³⁾.

Vom Verlauf der Leitbündel ist der der Grenzen zwischen blassen und grünen Zonen stets unabhängig.

1) KRÄNZLIN (a. a. O. 1908) hat auf Grund farbstoffanalytischer Untersuchungen auf die weitgehende Übereinstimmung der verschiedenartigsten Panaschierungen hingewiesen.

2) KÜSTER, Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Jena 1913, 15. — Die von GOESCHKE als „zebraartig“ gelb gezeichnet beschriebene Form *Ptelea trifoliata* L. *foliis aurei-variegatis* (a. a. O. 34) hat, so weit ich von einer mir bekannten panaschierten *Ptelea*-Form schließen kann, mit der hier beschriebenen Zebra-panaschierung nichts zu tun, kommt vielmehr durch fleckenhaftes Verbleichen der zwischen den Seitenrippen liegenden Spreitenfelder zustande.

3) Eine ganz ähnliche Wirkung liegt vielleicht vor, wenn auf panaschierten Rubiazeenblättern die von Bakterien besiedelten blassen Spreitenanteile grün erscheinen (ZIMMERMANN, Über Bakterienknoten in den Blättern einiger Rubiazeen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, 37, 1). Wir werden später (Allgemeiner Teil, Hypoplasie) davon hören, daß auch beim normalem herbstlichen Verfärbungsprozeß das Chlorophyll an den von Parasiten heimgesuchten Stellen besonders lange erhalten bleiben kann.

Ansehnlich breite Blattorgane mit Zebrapanaschierung trägt *Dracaena Goldicana*¹⁾; mit der Breite der Zebrastrifen hängt wohl die Entwicklung

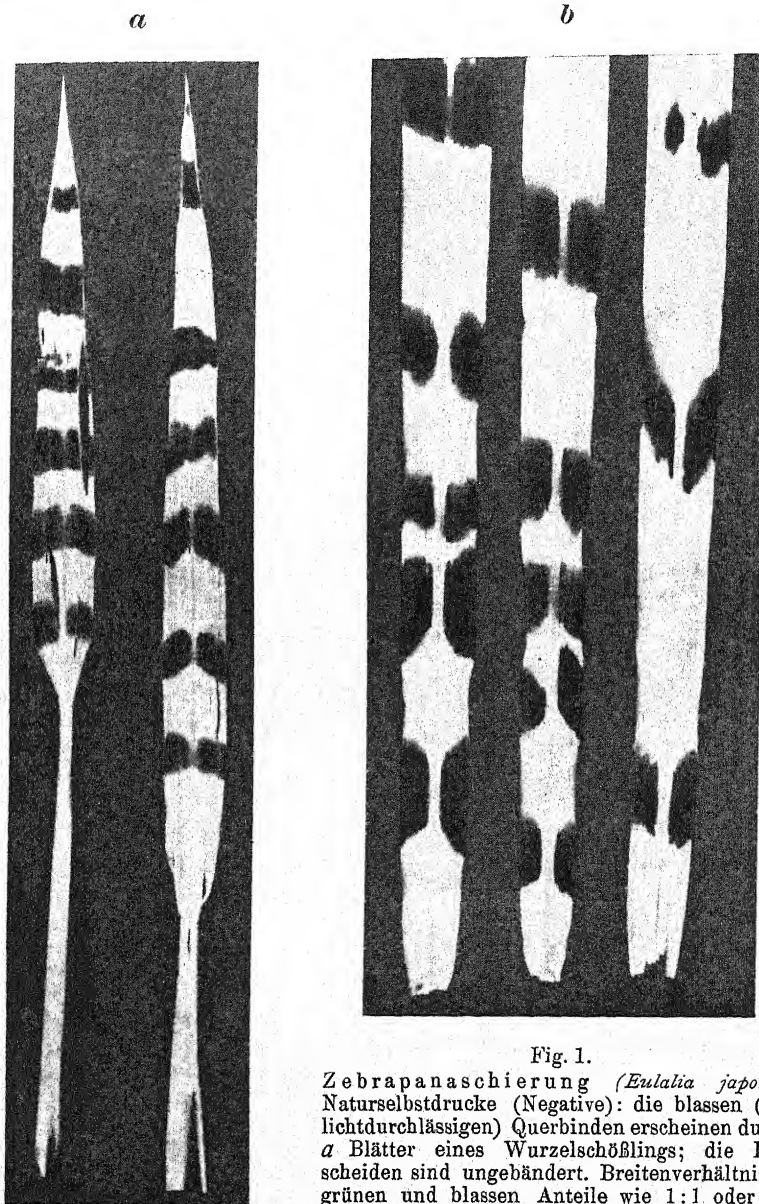


Fig. 1.

Zebrapanaschierung (*Eulalia japonica*), Naturselbstdrucke (Negative): die blassen (stark lichtdurchlässigen) Querbinden erscheinen dunkel. *a* Blätter eines Wurzelschößlings; die Blattscheiden sind ungebändert. Breitenverhältnis der grünen und blassen Anteile wie 1:1 oder 2:1. *b* Blätter erwachsener Sprosse (basale Stücke

der Spreiten). Breite der grünen Zonen sehr wechselnd (4:1 bis 1:4). Die blassen Anteile im allgemeinen symmetrisch. $\frac{2}{3}$ d. nat. Größe.

von allerhand Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Bänder zusammen: sie verzweigen sich, anastomosieren miteinander oder enden blind.

1) KÜSTER, a. a. O. 1913, p. 48.

Zebrapanaschierung zeigen weiterhin die Blätter einer panaschierten Form von *Coix lacrima*, ferner *Juncus effusus* und die Nadeln von *Pinus Thunbergii* „*oculus draconis*“ und einigen anderen Koniferen¹⁾.

b) Als geaderte Panaschierung ist die weit verbreitete Erscheinung zu bezeichnen, daß das Blattgrün in der Nähe der Leitbündel der Spreiten getilgt erscheint. Im einfachsten Falle beschränkt sich diese Wirkung auf die Mittelrippe: bei vielen Varietäten der *Coleus hybridus* hort. trägt jedes Blatt einen dem Mittelnerv folgenden farblosen Keil; bei anderen Varietäten haben auch die Seitennerven ähnliche Wirkungen, so daß ein beiderseits gefiederter Keil in der Mitte der Blätter sich ent-

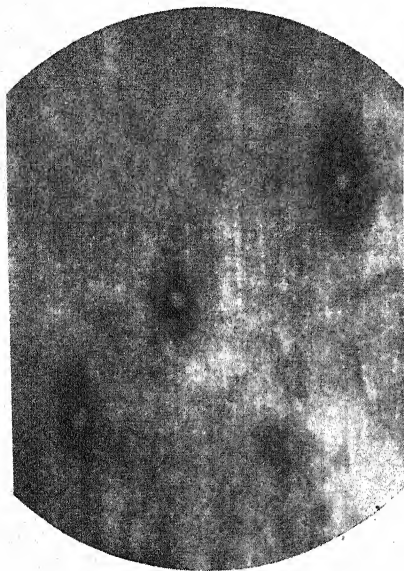


Fig. 2.
Zebrapanaschierung, *Eulalia japonica*; Teil eines blassen Blattstückes, dessen Wunden grün umrandet geblieben sind. (Photographie, Positiv.)

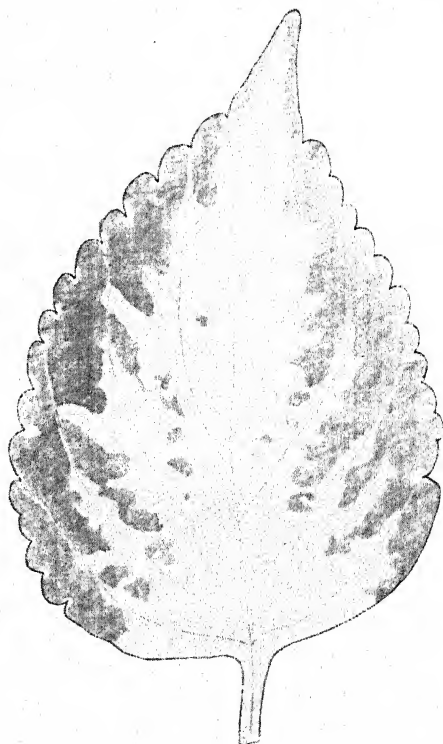


Fig. 3.
Geaderte Panaschierung, *Coleus hybridus* hort. Die blassen Zonen folgen den stärkeren Nerven; außerdem ist zwischen je zwei Blattzähnen ein blasses Feld sichtbar.

wickelt — sind alle Leitbündel wirksam, so entsteht auf grünem Grund eine netzförmige Zeichnung; an den Buchten, die zwischen je zwei Blattzähnen liegen, bemerkt man manchmal einen von grünem Gewebe allseits umgebenen weißen Fleck (Fig. 3). Ebenso häufig in den Gärtnereien, die bunte Pflanzen züchten, wie in der freien Natur sind Beispiele für geaderte Panaschierung anzutreffen; allbekannt ist die im Frühsommer häufige Panaschierung des *Convolvulus arvensis*, der die Nachbarschaft der Nerven verbleichen, schließlich ganze Blätter und Sprosse gelb werden läßt. Auf

1) MAYR, H., Monographie der Abietineen des japanischen Reiches usw. München 1890, 89; KÜSTER, a. a. O. 1913, 17.

ähnliche Erscheinungen hat KANGIESSER für *Oxalis* aufmerksam gemacht¹⁾.

c) Verblichene Blattränder kennzeichnen manche bunte Varietäten. *Acer platanoides aurei-marginatum* hat einen gelblichen Rand, der mehr oder minder breit sich entwickelt, während an den Leitbündeln die normal grüne Farbe sich erhält. Die Leitbündel haben hier offenbar eine farbenerhaltende, d. h. eine der soeben (sub b) geschilderten entgegengesetzte Wirkung auf das Panaschierungsbild. Die Abhängigkeit der Farbmischung herbstlich verfärbter Spreiten von der Verteilung der

Leitbündel und dem Verlauf des Blattrandes macht uns klar, daß bei dieser wie der vorigen und der folgenden Gruppe zwischen habituellen charakteristischen Panaschierungsformen und den beim physiologischen Altern und an erkrankten Individuen oder Organen auftretenden Zeichnungen oft nicht zu unterscheiden sein wird.

d) Fleckenpanaschierung. Als solche mag die Erscheinung bezeichnet werden, daß rundliche oder eckig umgrenzte Flecken an den Spreiten auftreten, deren Verteilung mit dem Verlauf der Bündel oder des Randes keine gesetzmäßigen Beziehungen erkennen läßt.

Die Mannigfaltigkeit unter den hier vorläufig zusammengefaßten Formen der Buntblättrigkeit ist außerordentlich groß; die Form und Größe, die Entwicklungsgeschichte, die Randaus-

bildung der hellen Flecke zeigen allerhand Verschiedenheiten, und es kann nicht zweifelhaft sein, daß ätiologisch und ontogenetisch ganz ungleichartige Fälle hier zunächst vereinigt werden müssen.

Bei *Aucuba japonica* und vielen ähnlich gezeichneten Gartenformen (*Prunus virginiana* „*aucubifolia*“, *Fraxinus cineraria* „*aucubifolia*“ usw.) sind rundliche Flecke mittlerer Größe sichtbar. Fleckenpanaschierte Liguster-



Fig. 4.

Fleckenpanaschierung. Blatt von *Abutilon* „*Erfurter Glocke*“. Nach LINDEMUTH.

1) KANGIESSER, Über Netzpanaschierung bei *Oxalis acetosella* (Naturw. Wochenschr. 1913, 12, 79).

blätter tragen ein pfeilspitzenähnliches blasses Zeichen (*L. vulgare*). Die panaschierten Malvazeen unserer Gärten, wie *Abutilon Thompsoni*, *Kitabelia vitifolia* usw. sind durch kantige Flecke gekennzeichnet, da diese vorzugsweise von den Leitbündeln begrenzt werden (Fig. 4). Bei *Farfugium grande* (= *Ligularia Kaempferi*) var. *aurimaculata* wachsen die runden Flecke (Fig. 5) zu ansehnlicher Größe heran und verschmelzen miteinander; ähnlich steht es mit der fleckigen *Begonia* (*B. hybrida delicatissima* hort.). In der Wirkung ihrer Buntscheckigkeit der letzteren vergleichbar sind die bunten „*Croton*“-Arten der Warmhäuser (*Codiaeum variegatum*), deren Blätter mit wechselnder Reichlichkeit gefleckt oder durchweg blaß und gelb erscheinen¹⁾. Bei sehr vielen fleckig panaschierten Gewächsen wird wahrgenommen, daß die blassen Anteile besondere Neigung zu Anthozyanbildung entwickeln; diesem Umstande verdanken namentlich die *Caladium*-

Formen unserer Warmhäuser (*C. pictum* = *Diffenbachia picta*) ihre wirkungsvolle Buntscheckigkeit. Eine nicht selten gezüchtete buntblättrige *Ajuga reptans* weist rundliche oder langgestreckte Flecke auf, die zuweilen von je zwei, drei oder vier konzentrischen, farbigen Ringen umgeben sind, so daß die ganze Spreite achatartige Zeichnung bekommen kann.

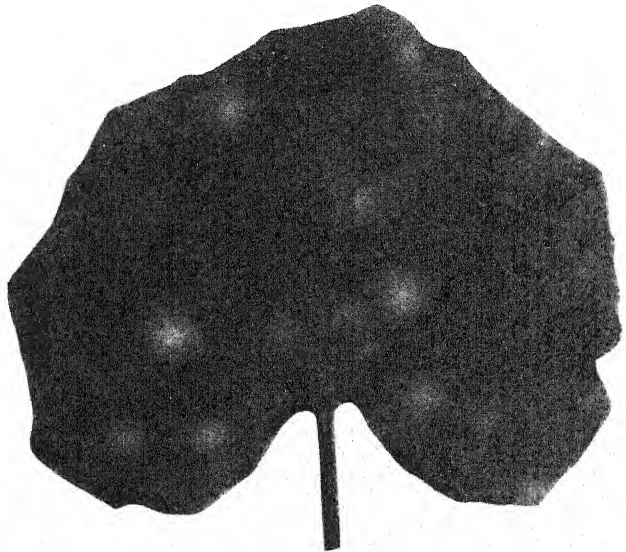


Fig. 4.
Fleckenpanaschierung; Blatt von *Farfugium grande*.

Fleckenpanaschierung in Verbindung mit gekräuselter Deformation der Spreiten ist für Pelargonien bekannt²⁾.

Im allgemeinen sind die blassen Flecke panaschierter Blätter „durchgehend“ in dem Sinne, daß sie auf der Ober- und Unterseite der Spreite gleicherweise sichtbar sind. Auf dem Querschnitt zeigt sich indessen, daß oftmals der blasser Anteil der Spreite nicht einem flachen Zylinder, sondern — so wie Fig. 6 a u. b es veranschaulicht — niedrigen Kegelstümpfen gleichen. Ob die Basis der letzteren auf der Ober- oder Unterseite der Spreite liegt, scheint nicht allein von der Spezies abzuhängen; es wäre wertvoll, durch neue Untersuchungen über den Einfluß der Jahreszeit, überhaupt der äußeren Bedingungen auf den Verlauf der Profillinien näheres

1) Über die Abhängigkeit der Fleckenentwicklung von äußeren Bedingungen vgl. MENDIOLA & MAGSINO (Study of bud variat. in *Codiaeum variegatum* (Philipp. Agricult. 1922, 11, 19; vgl. Bot. Zentralbl. 1922, 2, 371).

2) FULMEK, L., Pelargonien-Kräuselkrankheit (Österr. Gartenzeitg. 1917, 12, 112; vgl. Zentralbl. f. Bakteriologie, Abt. II, 1922, 57, 292).

erfahren zu können. Bei den blassen Flecken der *Billbergia Saundersii* herrscht Sanduhrform vor, indem in der Mitte des Mesophylls — in der Ebene, in welcher auch die Leitbündel liegen — die grüne Farbe besser erhalten bleibt (Fig. 6c). In anderen Fällen beschränkt sich das Verbleichen des Mesophylls auf die oberen Schichten. Bei den weißbunten Formen der *Pteris cretica albistriata* ist in der Mitte der bandförmigen Spreitenzipfel der mittlere Teil blaß — jedoch nur in den oberen Schichten, die unteren bleiben grün (Fig. 6d). Bei der schon oben erwähnten *Dracaena Goldieana* vollends (s. o. p. 12) ist an den blassen Spreitenanteilen

nur eine subepidermale Mesophyllschicht verblüht (Fig. 6e).

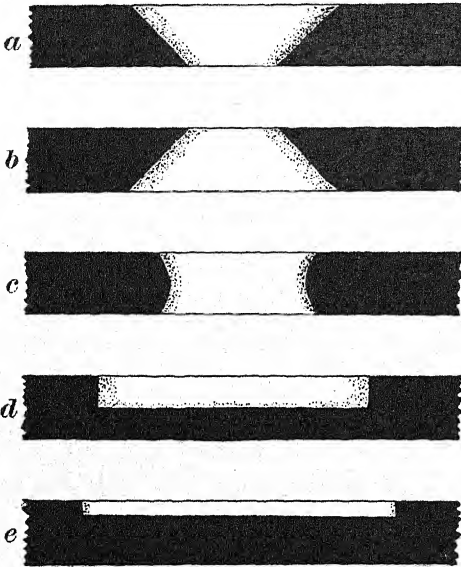


Fig. 6.

Beteiligung der Mesophyllschichten an den blassen Spreitenteilen (Fleckenpanaschierung). a und b betrifft *Aucuba japonica*, *Dracaena Godseffiana* u. v. a., c *Billbergia Saundersii*, d *Pteris cretica* „albistriata“, e *Dracaena Goldieana*. Die Abweichungen von der Zylinderform sind in den schematischen Figuren a, b und c stark übertrieben.

Für die Ätiologie der Fleckenpanaschierung läßt sich aus der äußeren Erscheinung der bunten Blätter und der Veränderung, welche ihre Zeichnung während der Entwicklung der letzteren erfährt, zunächst nur erschließen, daß ein in den Blättern selbst entstehender Stoff die Chloroplasten mehr oder weniger kräftig angreift und sie verbleichen läßt.

Die Untersuchungen von LINDEMUTH und BAUR¹⁾ haben die Übertragbarkeit der an *Abutilon*, *Ligustrum*, *Cytisus*, *Fraxinus*, *Ptelea* und *Sorbus* auftretenden Panaschierungen, die wir mit BAUR als infektiöse bezeichnen, durch Transplantation, d. h. durch Verbindung panaschierter mit normal grünenden Teilen dargetan. Während bei den genannten Gewächsen Infektion nur durch Transplantation erzielt werden kann, wird die Mosaikkrankheit des Tabaks und der Tomate, die ebenfalls in die große Schar der Fleckenpanaschierungen zu stellen

ist, auch durch Einimpfen des aus kranken Individuen gewonnenen Saftes auf gesunde Exemplare übertragen²⁾.

Versuche, die Mosaikkrankheit auf pathogene Mikroorganismen zurück-

1) LINDEMUTH a. a. O. 1887 und 1907; BAUR, Zur Ätiologie der infektiösen Panaschierung (Ber. d. D. bot. Ges. 1904, **22**, 453); Über die infektiöse Chlorose der Malvaceen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1906, Nr. 1, 11); Weitere Mitteilungen über die infektiöse Chlorose der Malvaceen und über einige analoge Erscheinungen bei *Ligustrum* und *Laburnum* (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 416); Über infektiöse Chlorosen bei *Ligustrum*, *Laburnum*, *Fraxinus*, *Sorbus* und *Ptelea* (ibid. 1907, **25**, 410); Über eine infektiöse Chlorose von *Evonymus japonica* (ibid. 1908, **26** a, 711).

2) Die Frage ist in neuerer Zeit für eine große Zahl von Pflanzen geprüft worden; vgl. z. B. DOOLITTLE & WALKER, Cross-inoculation studies with cucurbit mosaic (Science 1923, **57**, 477).

zuführen, sind namentlich in jüngster Zeit wiederholt veröffentlicht worden; die Angaben, welche Bakterien- oder flagellatenähnliche Gebilde nachzuweisen sich bemühen, beruhen auf falscher Beobachtung¹⁾. Freilich ist zuzugeben, daß Verfärbungserscheinungen, welche der Fleckenpanaschierung außerordentlich ähnlich sehen, durch pflanzliche und tierische Parasiten hervorgerufen werden können. —

Über die Unterschiede hinsichtlich der Vererbung geben namentlich die Arbeiten von CORRENS Aufschluß²⁾. Bei den mit farblosen Flecken gezeichneten Kaladien macht sich die starke Hemmung in der Differenzierung des Mesophylls bereits an dem glasartig erscheinenden Aussehen der Flecke

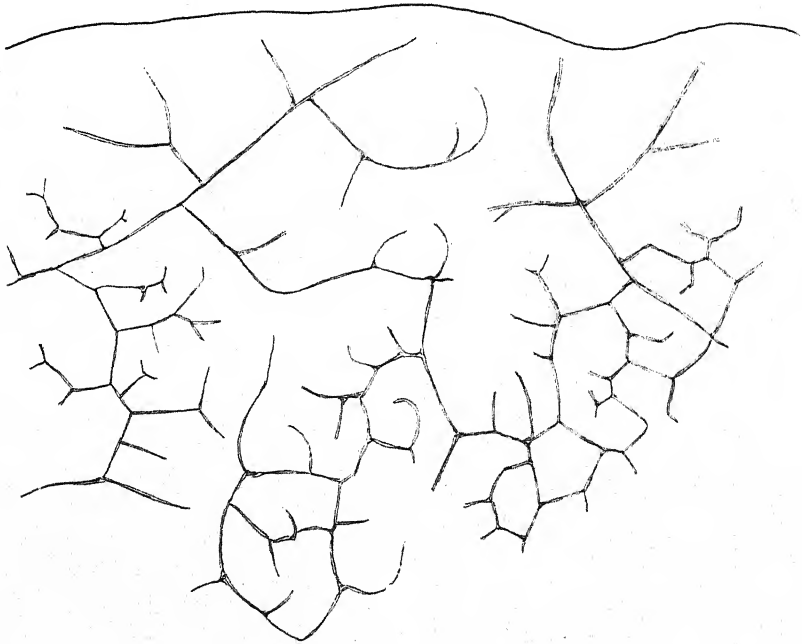


Fig. 7.

Unvollkommene Entwicklung der Nervatur in blassen Blattspreitenteilen.
Blattrand von *Acer platanoides auret-marginatum*.

bemerkbar. Das Mesophyll der letzteren hat keine oder nur sehr geringe Interzellularräume³⁾.

Die chemische Beeinflussung, die höchstwahrscheinlich bei den oben aufgezählten und allen ähnlichen Panaschierungserscheinungen im Spiele ist, kann früher oder später im Leben der betreffenden Organe eintreten; je früher sie erfolgt, um so stärker können die histologischen Anomalien werden, welche an den befallenen, blassen Pflanzenteilen sich bemerkbar machen, indem die weitere Entwicklung jener Teile gehemmt wird; erfolgt

1) Vgl. die richtigstellenden Angaben bei ARTSCHAWAGER, E., Studies on the potato tuber (Journ. agric. research 1924, 27, 809).

2) CORRENS, a. a. O.; vgl. auch SCHÜRHOFF, a. a. O. 1924.

3) DALITZSCH, M., Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen (Botan. Zentralbl. 1886, 25, 153), auch FUNAOKA a. a. O. 1924.

die chemische Beeinflussung spät, so können histologische Anomalien sogar ganz ausbleiben. Bei *Aucuba japonica* fand ich den Gewebeaufbau an den blassen Stellen der Blattspreiten genau wie an den grünen Stellen¹⁾, während in anderen Fällen — z. B. bei *Acer platanoides aurei-marginatum* — die gelben Spreitenteile dünner als die grünen sind, und ihre Gewebeausbildung unvollkommen bleiben kann.

Starke Hemmung in der Gewebedifferenzierung fand ferner PANTANELLI an den „Weißflecken“ der *roncet*-kranken *Vitis*-Blätter²⁾; die Verfärbung beginnt an den Gefäßbündelendigungen und kann über mehrere Interkostalfelder sich erstrecken.

Hier wie bei anderen „bunten“ Blättern zeigt sich deutlich die abnorm geringe Widerstandsfähigkeit der blassen Spreitenteile gegenüber den verschiedensten schädigenden Einflüssen: die blassen Stellen sterben oft frühzeitig ab, vertrocknen und brechen zuweilen aus den Spreiten heraus; PANTANELLI beschreibt gummöse Veränderungen der blassen Stellen, die dem Absterben und Eintrocknen vorausgehen.

Bei *Acer platanoides aurei-marginatum* bleiben alle Gewebe, namentlich sinnfällig auch die Nervatur, in der Entwicklung zurück; in der Abbildung (Fig. 7) ist ohne weiteres leicht zu erkennen, wie weit der gelblich verfärbte Rand reicht, und wo die normale Grünfärbung einsetzt; an ersterem sind die Abstände zwischen je zwei Leitbündeln erheblich größer als im normal ergrüntem Gebiet; in jenem fehlen vor allem auch die Anastomosen der Nerven.

Bei manchen gefleckten Arazeen kann die Entwicklung von Leitbündeln an den transparenten chlorophyllfreien Stellen gänzlich ausbleiben³⁾.

Dadurch daß die blassen Teile der Spreite auch im Flächenwachstum gegenüber den grünen zurückbleiben, kommen allerhand Verbiegungen zustande, die bereits LINDEMUTH beschrieben hat. —

Ähnliche Verfärbungen und Zeichnungen wie an Laubblättern finden sich gelegentlich in den Blüten. Analoga zu den Flecken des *Farfugium* u. a. dürfen wir z. B. in der Zeichnung mancher Gartenbalsaminen (weiße kreisrunde Flecke auf rotem Grund) sehen.

Auf viele in der Literatur erwähnte Panaschierungen kann hier nicht eingegangen werden, da es bei der Unvollkommenheit der Beschreibungen zweifelhaft bleiben muß, ob sie zu der bisher behandelten ersten Gruppe oder zu den nachfolgend genannten Fällen zu zählen sind.

2. Panaschierungen mit scharf umgrenzten Arealen.

Trotz der Mannigfaltigkeit, die auch in dieser Gruppe sich vereinigt findet, sind doch die ihr angehörenden Fälle einander ähnlicher als die in der vorigen zusammengestellten Erscheinungen. Ihre Ätiologie und Ontogenie bergen trotz der eindringenden, ihnen gewidmeten Forschungsarbeit der letzten Jahre noch viele, grundsätzlich bedeutungsvolle Fragen ungeklärt in sich.

1) TIMPE, Beitr. z. Kenntn. d. Panaschierung. Diss. Göttingen 1900.

2) PANTANELLI, Beiträge zur Kenntnis der Roncetkrankheit oder Krautern der Rebe (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1912, 22, 1); dort weitere Literaturangaben.

3) FUNAOKA a. a. O. 1924.

Äußere Erscheinung.

Die Verteilung der grünen und blassen Anteile läßt namentlich in den Spreiten sehr sinnfällige Unterschiede erkennen; ihr Studium führt zur Unterscheidung folgender wohl gekennzeichneten Gruppen:

1. Marginale Panaschierung. Der Rand der Blätter ist anders gefärbt als ihr Binnenfeld: entweder ist der Blattrand blaß, das Binnenfeld normal grün (Fig. 8) — dieser Fall, der albimarginate, ist außerordentlich weit verbreitet — oder der Rand ist normalgrün, das Binnenfeld heller; diese viridimarginate Form ist erheblich seltener.



Fig. 8.
Albimarginate Panaschierung.
Panax sp.

Panaschierte Formen mit gelb- oder weißgeränderten Blättern — *foliis aurei*- resp. *albimarginatis* — sind von sehr vielen kultivierten Holzpflanzen — *Acer negundo*, *Cornus*-Arten, *Fraxinus excelsior*, *Hedera helix*, *Ilex aquifolium*, *Weigelia rosea*, *Sambucus nigra*, *Evonymus radicans* usw. — und von verschiedenen krautigen Gewächsen (*Glechoma hederacea*, *Pelargonium zonale* u. v. a.) her bekannt; auch bei Monokotylen ist dieselbe Panaschierung zu finden (*Agave*, *Fritillaria*, *Funkia* u. a.). Entweder es handelt sich bei dieser Form der Buntblättrigkeit nur um die Bildung eines schmalen blassen Saumes (*Evonymus japonica*, *Quercus pedunculata* usw.) oder breiter Ränder, die unter Umständen die Hauptmasse der Spreiten in Anspruch nehmen können (*Acer negundo* u. a.); entweder der blasser Rand entwickelt sich rings an der Blattspreite mit ungefähr gleichbleibender Breite oder dringt hier und da keilförmig in das Innere der Spreite vor.

Der Verlauf der Grenzen zwischen grünen und blassen Spreitenteilen ist keineswegs an die Gefäßbündel gebunden; sie folgen diesen aber oft ansehnliche Strecken weit (treppenförmige Grenzlinien bei den marginaten Formen von *Cornus* u. a.).

In erheblich geringerer Zahl als albimarginate Formen sind solche bekannt, bei welchen der Rand grün, das Mittelfeld der Spreite blaß ist (*Ilex aquifolium*, *Hydrangea hortensis* „*nivalis*“, *Funkia undulata*, *Elaeagnus* u. a.). Die morphologischen Unterschiede in der Verteilung von Grün und Blaß sind bei ihnen dieselben wie bei den albimarginaten Formen.

Eine weitere Abart randpanaschierter Blätter zeigen uns diejenigen, bei welchen ein mattgrünes Binnenfeld von einem blassen Rand umsäumt wird, einzelne Teile des Blattrandes und zumal die Spitzen gelappter Blätter

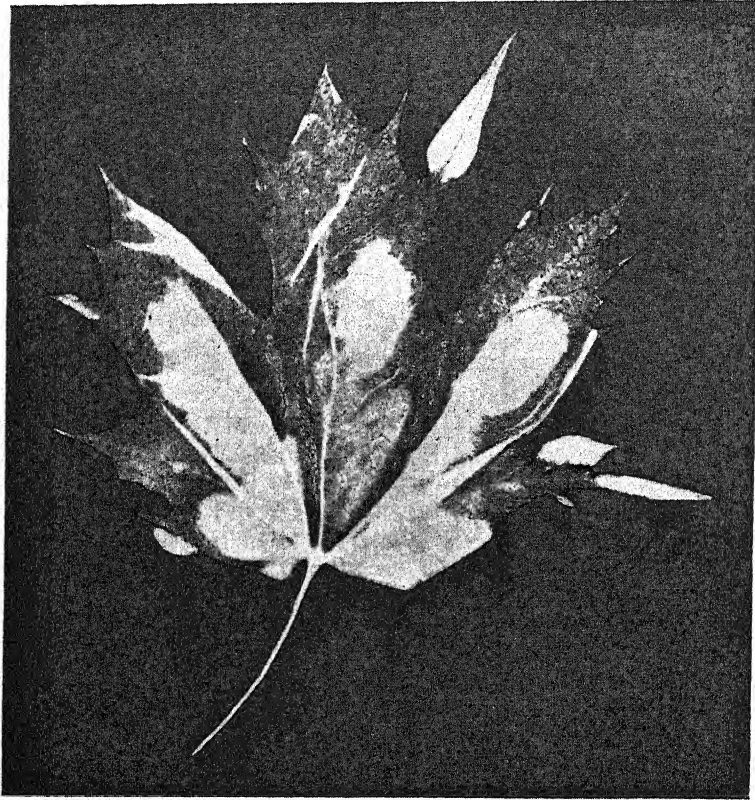


Fig. 9.

Albimarginate Panaschierung mit tiefgrünen Blattspitzen; Natur-selbstdruck (Negativ; die grünen, wenig lichtdurchlässigen Anteile erscheinen weiß, die blassen Spreitenanteile dunkler); *Acer platanoides* Wittmacki.

tief grüne Anteile entwickeln; Beispiele liefern namentlich einige Ahorn-Varietäten (*Acer platanoides Drummondii*, *A. platanoides Wittmacki* usw.) — vgl. Fig. 9 und *Ulmus* Fig. 21).

2. Sektoriale Panaschierung. — Die weiße und grüne Farbe sind sektorenweise über Blätter und Sprosse verteilt; die Breite eines Sektors kann wenige oder viele Grade betragen, ja schließlich mit 360° zur Bildung völlig weißer Sprosse führen. Die Breite der Sektoren sehen wir zuweilen auf weite Strecken gleich bleiben (Fig. 12); häufiger ist der ent-

gegengesetzte Fall: die blassen Sektoren können sich nach oben und unten spitz auskeilen oder an Breite gewinnen (Fig. 10) und ihre Grenzen auf der einen Seite vorwärts schieben und gleichzeitig auf der anderen sich zurückziehen, so daß die weißen Sektoren streckenweise gleichsam Drehungen um die Längsachse der Sprosse ausführen. Auch können sich an einem Sprosse auf gleicher Höhe zwei oder noch mehr farblose Sektoren zeigen.

Bei buntem *Cyperus alternifolius* entwickeln sich Blätterkronen, die nur schmale verstreute Weißstreifen tragen oftmals auf Stengelstücken, die kaum wahrnehmbare Grünanteile aufweisen (z. B. fand ich von mehr als 140 subepidermalen Bastrippen nur zwei in grünes Gewebe gelagert (= ungefähr 5° Sektorenbreite). Über diese und andere Einzelheiten hinsichtlich der Verteilung der grünen und weißen Sektoren geben die Diagramme (Fig. 11) Aufschluß.

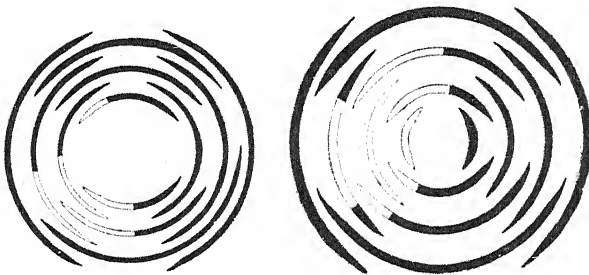


Fig. 11.

Sektoriale Panaschierung. Zwei Sproßstücke von *Chamaecyparis pisifera plumosa argentea* in diagrammatischer Darstellung. In beiden Fällen ist die Entstehung weißer Sektoren an rein grünen Sprossen, sowie die Breitenzunahme der weißen Sektoren dargestellt.

Aus: Monatshefte f. naturw. Unterricht Art. KÜSTER.
Verlag B. G. Teubner-Leipzig.

Ein allenthalben zugängliches Beispiel für sektorale Panaschierung, bei welchem die weißen und grünen Sektoren auf weite Strecken hin ihre Breite unverändert beibehalten, sind die panaschierten Tradeskantien (*Tradescantia fluminensis*); auch an ihren Achsen ist der Farbunterschied zwischen grünen und weißen Sektoren deutlich erkennbar: das ganze Blatt- und Seitensproßmaterial, das von einem weißen Sektor der Achse Ursprung nimmt, fällt seinerseits weiß aus; da die Blätter als ringförmige Wülste angelegt werden, wiederholt sich an jedem von ihnen der ganze Zyklus weißer und grüner Sektoren, den wir an der Achse finden, während die Seitensprosse, die nicht Material vom ganzen



Fig. 10.

Sektoriale Panaschierung. Sproßstück von *Chamaecyparis pisifera plumosa argentea*. Die an den weißen Sektoren der Sprosse entstehenden Achseltriebe (links) sind rein weiß, die an den grünen Sektoren sich entwickelnden (rechts) rein grün.

1) Weitere Beispiele (*Symphoricarpus vulgaris* var. *quercifolia*, *Lonicera quercifolia* u. a.) bei LINDEMUTH, a. a. O. 1878.

Umkreis der Achse in sich vereinigen, nur einen Ausschnitt jenes Zyklus bringen¹⁾ (vgl. Fig. 12).

Bei sektorialer Panaschierung der Blätter folgen die Grenzen zwischen den grünen und weißen Feldern nicht selten den Nerven. Blätter, welche sektorial halb grün, halb weiß sich entwickeln, sind häufig — namentlich, wie es scheint, bei Pflanzen mit dekussierter Blattstellung. Bei hand-

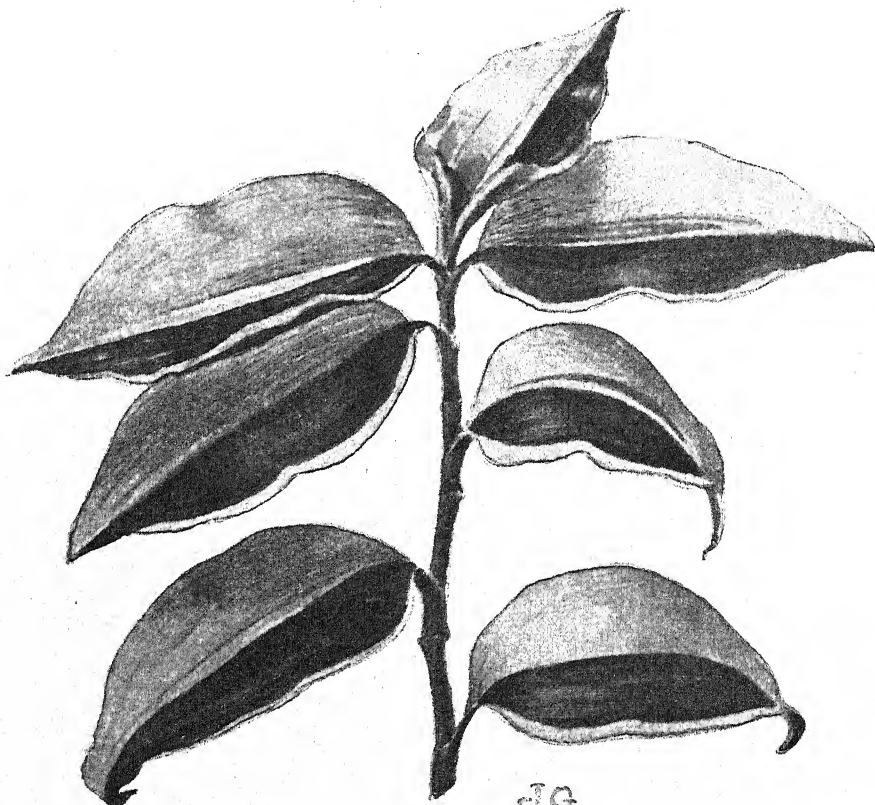


Fig. 12.

Sektoriale Panaschierung: *Tradescantia fluminensis* (= *Tr. zebrina* hort.).

nervigen Blättern folgen die Panaschierungssektoren oft den Nerven oder halten sich genau in der Mitte zwischen je zwei von diesen (*Acer pseudo-platanus*, vgl. Fig. 13). Keineswegs aber sind die Farbgrenzen allgemein und gesetzmäßig an die Leitbündel gebunden; bei Monokotylen-Blättern können sie sich von den Nerven trennen, laufen aber doch im allgemeinen parallel zu diesen (*Tradescantia* u. a.); bei Dikotylen-Blättern können sie die Seitennerven unter wechselnden Winkeln schneiden²⁾ (*Spiraea Bumaldiana*, Fig. 14 u. v. a.).

1) Hierin findet die von LAUBERT beschriebene Gesetzmäßigkeit ihre einfache Erklärung (LAUBERT, Über die Panaschüre (Buntblätterigkeit) der *Tradescantia cumanaensis*, Aus d. Natur 1910, 6, 425).

2) PANTANELLI, a. a. O. 1905, dürfte die Beziehungen zwischen dem Verlauf der Nerven und der Begrenzung der blassen und grünen Areale panaschierter Streifen überschätzen. Wir kommen auf diese Fragen noch mehrfach zurück.

Die Verbreitung der sektorialen Panaschierung ist bei den Gefäßpflanzen eine sehr große.

Sektorial panaschierte Selaginellen werden allenthalben kultiviert. Bei Filicineen ist Panaschierung selten¹⁾; der von ANDERSSON beschriebene Fall (*Adiantum cuneatum* var. *variegata*, vgl. Fig. 15) ist dadurch besonders beachtenswert, daß seine sektoriale Buntfarbigkeit auch am Gametophyten gefunden wird²⁾.

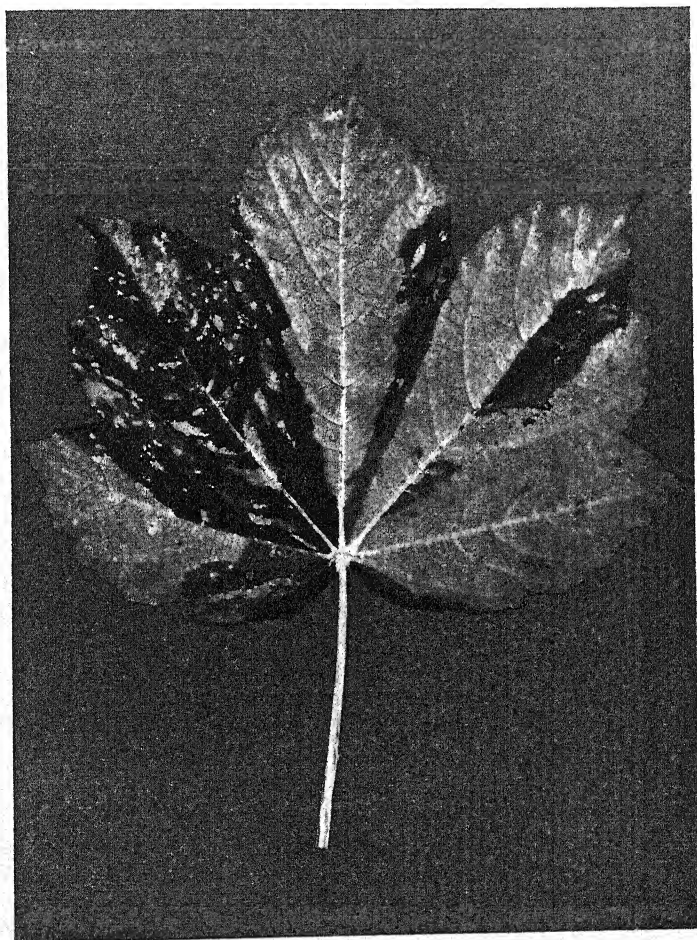


Fig. 13.

Sektoriale Panaschierung: Blatt von *Acer pseudoplatanus Leopoldi*; Naturselbstdruck (Negativ); die blassen (lichtdurchlässigen) Sektoren erscheinen dunkel.

Bei Koniferen ist sektoriale Panaschierung weit verbreitet, wenigstens bei den Kupressineen (*Chamaecyparis pisifera*, vgl. Fig. 10, 11, *Thuja*-

1) Vgl. LÖHR, Die Panachüre (Botan. Ztg., Abt. II, 1910, **68**, 41, 57).

2) ANDERSSON, The genetics of variegated in a fern (Journ. of genetics 1923, **13**, 1).

und *Juniperus*-Spielarten¹⁾; doch treten gelegentlich auch bei den Abietineen sektorale Differenzierungen auf [*Picea glauca*²⁾].



Fig. 14.

Sektoriale Panaschierung: *Spiraea Bumaldiana*. Aus: Monatshefte f. naturw. Unterricht Art. KÜSTER. Verlag B. G. Teubner-Leipzig.

Von den Monokotylen liefern die Gattungen *Agave*, *Tradescantia*, *Panicum*, *Phormium*, *Aspidistra*, die „gebänderten“ Gräser wie *Zea mays* u. v. a. allbekannte in unseren Gärten weit verbreitete Beispiele; nur einmal beobachtete ich Bänderung bei *Colchicum autumnale*.

Von den kultivierten buntblättrigen Laubbäumen sind namentlich *Acer pseudoplatanus* und *A. campestre* zur Entwicklung sektorialer Panaschüre befähigt. Spontan fand ich sie oft bei letzterem und an *Fagus sylvatica*, seltener bei *Betula verrucosa* u. a., ferner beobachtete ich sektorale Panaschierung bei wildwachsenden Exem-

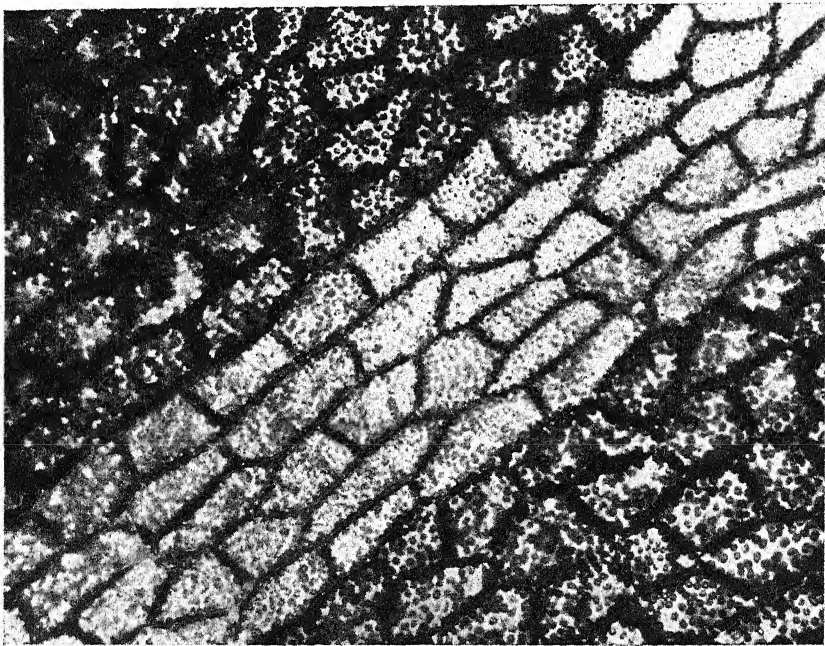


Fig. 15.

Sektoriale Panaschierung eines Gametophyten (Prothallium von *Adiantum cuneatum* var. *variegata*): zwischen normal grünem Gewebe liegt ein fünf Zellen breiter Gewebestreifen mit blassen Chromatophoren. Nach ANDERSSON.

1) KÜSTER, Über sektorale Panaschierung usw. a. a. O. 1919.

2) KÜSTER, Zur Kenntnis d. panasch. Gehölze IV (Mitt. d. Dendr. Ges. 1923, 32, 110).

plaren von *Salix caprea*, *Myosotis palustris*, *Oxalis acetosella*, *Plantago major*, *Rosa*- und *Rubus*-sp., *Rumex acetosella* u. a. R.-Arten, *Sarothamnus scoparius*, *Medicago sativa*, *Trifolium*-sp., *Spiraea ulmaria*, *Taraxacum officinale*, *Centaurea scabiosa*, *Achillea millefolium*, *Cirsium oleraceum*, ferner an *Brassica oleracea*, *Beta vulgaris* u. v. a.¹⁾

3. Marmorierte und pulverulente Panaschierung. In den bisher behandelten Fällen der Buntblättrigkeit stellten die weißen und grünen Anteile eines Blattes zusammenhängende Areale dar. Bei denjenigen Gewächsen, deren Blätter in der Gärtner- und Züchterliteratur als marmoriert oder pulverulent panaschiert bezeichnet werden, können sowohl die grünen wie die weißen Felder als isolierte inselartige Bezirke sich gegeneinander abgrenzen (*Ficus Parcellii*, Fig. 16, ferner panaschierte

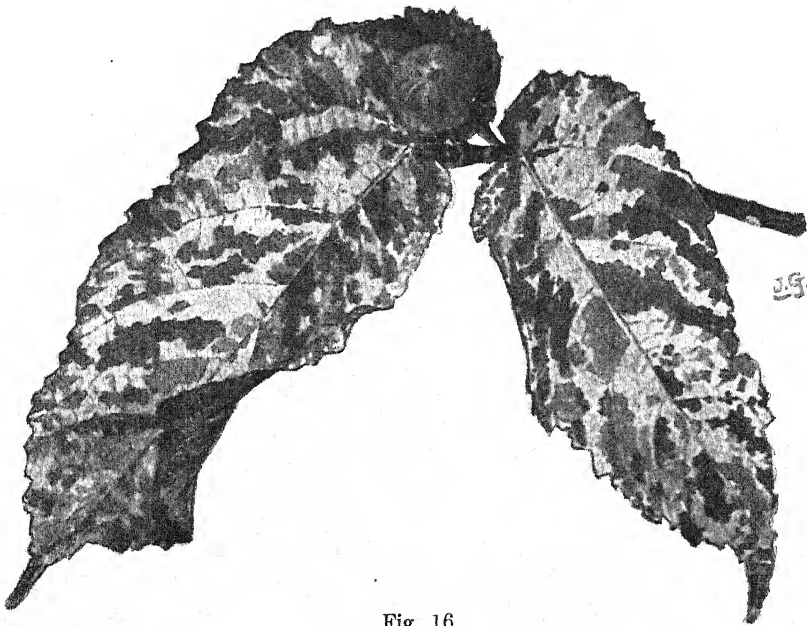


Fig. 16.

Marmorierte Panaschierung: Blätter von *Ficus Parcellii*; die Frucht zeigt sektorale Zeichnung.

1) Vgl. auch LINDEMUTH, a. a. O. 1878, der die Orthostichenanordnung der weißen Blätter an panaschierten Exemplaren richtig beschreibt, aber falsch erklärt, und LÖHR (sektorial panaschiertes Exemplar von *Mercurialis annua*, a. a. O. 1910), ferner JOHANNSEN, Über Knospenmutation bei *Phaseolus* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1908, 1, 1); BAUR, Unters. über d. Vererbung von Chromatophorenmerkmalen usw. (ibid. 1910, 4, 81); GARJEANNE, Buntblättrigkeit bei *Polygonum* (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, 13, 203, Beobachtungen an *P. pallidum*, *P. persicaria*, *P. nodosum* und *P. convolvulus*); TREUB, Nouv. rech. sur le rôle de l'acide cyanhydr. d. l. pl. vertes III (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1910, sér. II, 3, 85; *Hevea brasiliensis*); SHULL, Über die Vererbung der Blattfarbe bei *Melandrium* (Ber. d. D. bot. Ges. 1914, 31, [40]); TÖPFFER, Buntblättrige Weiden (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft 1913, 11, 350); KÜSTER, Über sektorale Panaschierung usw., a. a. O. 1919 u. v. a. Veröffentlichungen, namentlich auch in der kasuistisch-teratologischen Literatur.

Formen von *Polygonum cuspidatum*, *Platanus orientalis*, *Ulmus campestris* u. v. a.): sind die einzelnen grünen oder weißen Parzellen sehr

klein, so bekommt die Blattfläche eine nicht geringe Ähnlichkeit mit den bekannten „Spritzarbeiten“; alsdann werden die Gewächse als pulverulent panaschiert bezeichnet¹⁾

(*Acer pseudo-platanus*, *A. campestre*, *Quercus pedunculata*, *Hoffmannia Ghiesbreghtii* u. a. m.). Bei bunten Selaginellen löst sich die sektorale Farbenverteilung oft in eine feine Sprenkelung auf (Fig. 17).

Form und Größe der grünen und weißen Felder wechseln außer-



Fig. 17. Pulverulente Panaschierung: Zweig von *Selaginella Martensii*; der untere Teil ist nahezu farblos, der obere trägt reich gesprenkelte Blätter. Etwa 3× nat. Gr.

Aus: Monatshefte f. naturw. Unterricht Art. KÜSTER. Verlag B. G. Teubner-Leipzig.

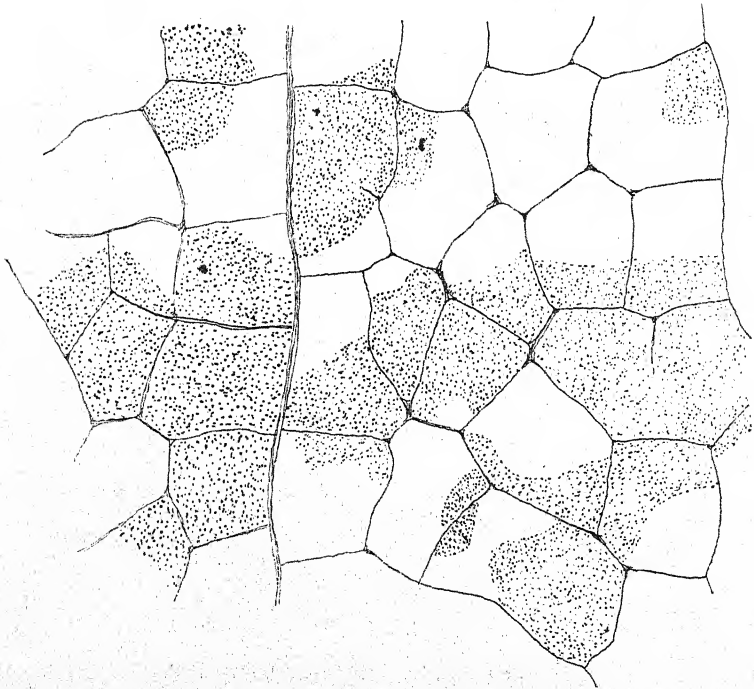


Fig. 18.

Pulverulente Panaschierung (*Acer pseudo-platanus*). Die Grenzen der grünen (punktierten) Felder folgen nur streckenweise den Leitbündeln.

1) LINDEMUTH, a. a. O. 1878.

ordentlich; im allgemeinen sind sie eckig, der Verlauf ihrer Grenzen ist keineswegs ständig an den der Leitbündel gebunden (Fig. 18). Daß auch in der vertikalen, d. h. der zur Spreitenfläche senkrecht stehenden Richtung, die Leitbündel die Ausdehnung der grünen Areale nicht bestimmen, ist für diejenigen Fälle ohne weiteres klar, in welchen aus der regelmäßigen Schichtenfolge des grünen wie des blassen Mesophylls die Grenzen der verschiedenfarbigen Areale sich ohne weiteres ergeben; jedoch ist auch da, wo regelmäßiger Schichtenbau fehlt, von einem maßgebenden Einfluß der Leitbündel nichts erkennbar (Untersuchungen an *Veronica gentianoides*).

Die marmorierte oder pulverulente Panaschierung kann selbständig auftreten (*Ficus Parcellii*, Fig. 16, *Ulmus campestris*, *Polygonum cuspidatum*, *Quercus pedunculata* u. a.) oder mit sektorialer Panaschierung sich kombinieren (*Acer pseudo-platanus*, Fig. 13, *A. campestre*), indem die grünen Sektoren pulverulente Parzellierung erfahren — oder mit

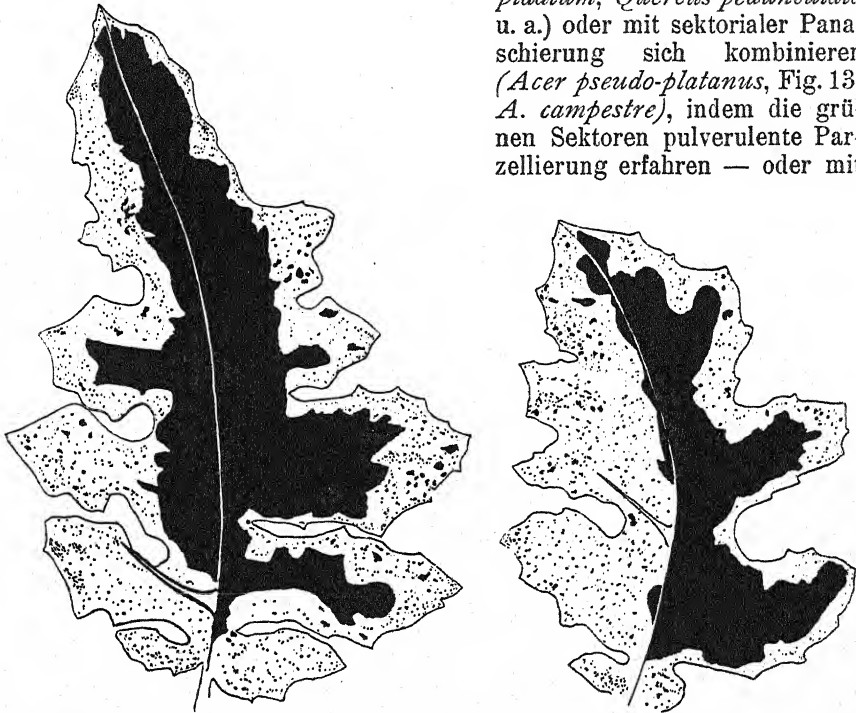


Fig. 19.

Kombination von marginater und pulverulenter Panaschierung: Blätter von *Solanum Balbisii*.

marginater Panaschierung sich vereinigt zeigen, indem an der Grenze zwischen grüner Binnenfläche und weißem Rand zahlreiche kleine grüne Gewebsinseln auf weißem Grund auftreten (*Hydrangea hortensis nivalis*, s. u.), oder der blasser Rand der Spreiten mit grünen Sprenkeln wie besät erscheint (z. B. *Solanum Balbisii*, vgl. Fig. 19).

Spontan fand ich marmorierte und pulverulente Panaschierung erheblich seltener (*Rosa* sp., *Medicago sativa*, *Spiraea ulmaria* u. a.) als sektoriale.

Schon bei flüchtiger Beobachtung oft sehr auffällig sind diejenigen Fälle der Buntblättrigkeit, in welchen die Blätter einer Pflanze verschiedenartige Zeichnung aufweisen — oder in welchen verschiedene Sprosse verschieden gezeichnetes Laub tragen — oder eines Blattes Anteile verschiedenartig panaschiert erscheinen.

Beispiele für den ersten Fall haben wir überall da vor uns, wo die ersten Blätter einer aus dem Samen sich entwickelnden Pflanze kräftig bunt sind, d. h. auf ihren Spreiten sich zahlreiche verschiedenfarbige Areale unterscheiden lassen, während die später sich entfaltenden Blätter normal grün sind (regressive Panaschierung); sein Gegenstück (progressive Panaschierung) beginnt mit rein grünen oder schwach gezeichneten Blättern und endet mit reich panaschierten, deren Gehalt an grünen Anteilen mehr und mehr zurückgeht und es schließlich vielleicht zu rein weißem Laubwerk kommen läßt. Regressive Panaschierung beobachtete ich bei einer bunten Form von *Phaseolus vulgaris*, die häufigere progressive bei *Sambucus nigra*, in sehr auffälliger Form bei *Ulmus* u. a. m.¹⁾

Bei bunten Holzpflanzen ist der Fall bereits mehrfach beobachtet worden, daß hier und da Äste mit abweichender Panaschierung entstehen — eine der Knospenmutation vergleichbare Erscheinung, bei welcher z. B. an albimarginaten Exemplaren von *Acer negundo*, *Ligustrum ovalifolium* unvermittelt viridimarginate Zweige entstehen (Inversion der Panaschierung²⁾). Ähnliche Mutanten habe ich auch bei krautigen Gewächsen — *Pelargonium zonale*, *Glechoma hederacea* — beobachten können.

An weißgerandeten Pflanzen von *Pelargonium zonale* und ebensolchen von *Glechoma hederacea* entstehen zuweilen Blätter, die sektorenweise albi- und viridimarginate Panaschierung kombinieren. Weitere Beispiele der Inversion (*Coprosma*, *Evonymus* u. a.) hat BATESON beschrieben³⁾.

In allen von mir untersuchten Fällen der Inversion unterscheiden sich die viridimarginaten von den albimarginaten Sprossen dadurch, daß bei letzteren das grüne Binnenfeld einen erheblich größeren Anteil der Spreite in Anspruch nimmt als das blasse der viridimarginaten Blätter. Von entsprechenden Unterschieden in der Wachstumsintensität grüner und blasser Anteile wird sogleich noch die Rede sein. —

Namentlich aus dem alten Holz bunter Holzpflanzen sieht man sehr häufig Sprosse von abweichender Zeichnung, rein grüne und völlig weiße Sprosse entstehen.

Ganz allgemein für die äußere Erscheinung vieler panaschielter Pflanzen von großer Bedeutung ist die Tatsache, daß bei vielen bunten Gewächsen — keineswegs bei allen — die blassen Anteile im Flächen-

1) KÜSTER, Z. Kenntnis d. panasch. Gehölze V, VI (Mitt. d. Dendrol. Ges. 1923, 33, 183, 185). — Eine bemerkenswerte Form progressive Panaschierung beschreibt CORRENS für eine *albi-marmorata*-Form von *Ipomoea imperialis*: die ersten Laubblätter (1—6) junger Pflanzen waren rein grün, erst die folgenden zeigten zunehmende Panaschierung — die Keimblätter jedoch waren bereits bunt (CORRENS, Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen, III, IV, V, Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, Math.-physik. Kl., 1920, VI, 212, 220).

2) KÜSTER, Üb. weißrandige Blätter usw., a. a. O. 1919, 212, 233.

3) BATESON, Studies in variegation I (Journ. of genetics 1919, 3, 93, „reversal in periclinal chimaeras“), Rootcuttings and chimaeras II (Journ. of genetics 1921, 11, 91).

wachstum hinter den normal grünen erheblich zurückbleiben. Beispiele für recht erhebliche Differenzen liefert der in Fig. 20 veranschaulichte Fall; sind die blassen und die grünen Spreitenteile bei marginater, sektorialer oder marmorierter Panaschierung auf die beiden Blatthälften ungleich verteilt, so resultiert aus dem ungleichen Flächenwachstum der blassen und der grünen Teile eine oft sehr auffällige Asymmetrie der Blätter; diese biegen sich schwert- oder sichelförmig (*Spiraea Bumaldiana*, Fig. 14) oder weisen sogar gewaltsame Knickungen auf, wenn in der Mitte einer der beiden Spreitenhälften ein besonders großes Areal chlorophyllfrei und daher im Flächenwachstum zurückgeblieben ist (*Hibiscus Cooperi*, Fig. 20); bei *Acer pseudo-platanus* „*Simon Louis frères*“, einer sektorial panaschierten Form, können die blassen Sektoren zu ganz geringer Breite gleichsam einschrumpfen, während andere sektorial panaschierte Formen derselben Ahornart (Fig. 13) blasse und pigmentierte Spreitenabschnitte in nahezu gleicher Breite zu entwickeln pflegen.

Die Asymmetrie der weißgerandeten Blätter von *Evonymus japonica* kommt dadurch zustande, daß die grünen Anteile der beiden Spreitenhälften verschiedene Form haben, und der weiße Rand die Lücken nicht füllt, die jene aufweisen; bei anderen marginaten Arten (*Ficus elastica* u. a.) entwickelt sich der weiße Rand in wechselnder Breite und füllt gleichsam die Lücken auf, die die grünen Binnenfelder aufweisen, so daß stets normal gestaltete, symmetrische Spreiten entstehen — gleichviel welche Form die grünen Areale haben.

Die unvollkommene Beteiligung der blassen Spreitenteile am Flächenwachstum führt in manchen Fällen marginater Panaschierung zu unregelmäßig löffelartigen Verbiegungen der Spreite, indem der blasse Rand wie ein Reifen die stärker wachsenden inneren Teile der Spreite umspannt, so daß diese nach oben oder unten sich vorwölben müssen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Gestaltungsprozesse an den blassen Teilen der Spreite sich unvollkommener abspielen können als an normal ergrünenden; die Blattrandzähne sind bei marginaten Blättern zuweilen (*Evonymus japonica*, *E. radicans*) deutlich schwächer entwickelt als bei entsprechenden grünrandigen Blättern¹⁾. Wahrhaft groteske Mißformen²⁾ bringt das gesteigerte Wachstum grüner Randpartien bei manchen Ulmen hervor (Fig. 21).

Die Ursache der Asymmetrie und der anderen hier erwähnten Formanomalien wird man zunächst in der herabgesetzten Assimilations-

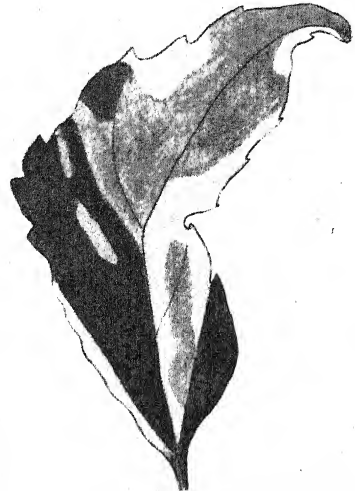


Fig. 20.
Asymmetrisches panaschiertes Blatt; *Hibiscus Cooperi* (marmorierter Panaschierung).

1) Vgl. auch die Abbildungen bei LINDEMUTH a. a. O., 1878, Tab. XXIX.

2) KÜSTER, Z. Kenntnis d. panasch. Gehölze III (Mitt. d. Dendrol. Ges. 1921, 31, 141).

tätigkeit der blassen Anteile oder ihrer totalen Unfähigkeit zur Photosynthese zu suchen geneigt sein. Auffallend ist aber, daß sogar bei der nämlichen Gattung oder Spezies manche Spielarten deutliche Hemmung im Flächenwachstum der farblosen Teile erkennen lassen, andere ihre

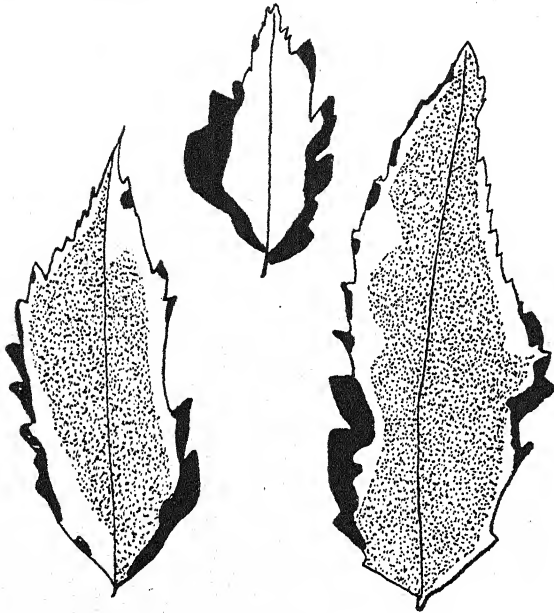


Fig. 21.

Gesteigertes Wachstum grüner Randpartien;
Ulmus.

farblosen und normal grünen Anteile harmonisch zueinander entwickeln (*Ulmus*, *Acer* u. a.). Die Annahme wird zu prüfen sein, ob in den blassen Blattanteilen wachstumhemmende Stoffwechselprodukte wirksam sind. Wir werden im nächsten Abschnitt auf diese Frage noch zurückzukommen haben.

Verteilung und histologische Struktur der grünen und blassen Gewebe.

Wenn für die hier beschriebenen panaschierten Blätter die scharf umrissenen Areale als kennzeichnendes Merkmal betrachtet werden,

so darf hieraus nicht geschlossen werden, daß es diesen Spreiten an Übergängen zwischen normal grünem Ton und blassem Kolorit fehle. Das Gegenteil ist der Fall: oft sieht man zwischen diesem und jenem eine oder zwei oder noch mehr Zwischenstufen vermitteln; aber auch die Bereiche der matt- und hellgrünen Töne sind stets scharf umgrenzt, es fehlen die „verwaschenen“, unscharfen Grenzen durchaus.

Sieht man von der natürlichen Begrenzung der tiefgrünen Meso-phyllmassen durch die Epidermen ab, so finden wir, daß bei der sektorialen Panaschierung für die Umgrenzung der grünen Massen in der Hauptsache vertikale oder antikline Flächen — d. h. solche, welche zur Oberfläche der panaschierten Blätter senkrecht stehen — in Betracht kommen, während bei der marginaten, marmorierten und pulverulenten Panaschierung auch horizontale, d. h. perikline Begrenzungsflächen, also solche, welche parallel zur Oberfläche des Organes orientiert sind, eine große Ausdehnung gewinnen — mit anderen Worten: bei den zuletzt genannten Formen der Panaschierung nimmt keineswegs immer das Mesophyll in seiner ganzen Dicke am Aufbau grüner oder blasser Felder teil, sondern seine übereinander liegenden Schichten können sich in der Farbe voneinander unterscheiden. Die Grenzen zwischen grünem Binnenfeld und blassem Rand werden z. B. bei marginaten Blättern auf dem Querschnitt nur ausnahmsweise als vertikale Flächen erkannt, in der Mehr-

zahl der Fälle stuft sich vielmehr das grüne Gewebe nach dem Rande treppenförmig in der Weise ab, wie es Fig. 24a veranschaulicht. Selbst an dem nämlichen Blatte wechselt die Breite dieser Stufen zwischen Bruchteilen eines Millimeters und mehreren Zentimetern (*Ficus elastica*): zwischen den blassen Rand und das normal grüne Binnenfeld schiebt sich eine mattgrüne Zone wechselnder Breite ein. Das Relief des in einem panaschierten Blatte vereinigten grünen und farblosen Gewebemassivs wechselt in unerschöpflichem Formenreichtum¹⁾. Fig. 22 zeigt den Querschnitt durch



Fig. 22.

Stufenbau im grünen Rand panaschierter (viridimarginater) Blätter.
a *Funkia undulata*, b *Hydrangea hortensis nivalis*.

einige grüngerandete Blätter, Fig. 23 den eines marmorierten Blattes: wie mannigfaltig die Farbentöne der grünen Areale durch die ungleiche Dicke der chlorophyllhaltigen Mesophyllplatte und durch die Überlagerung der letzteren mit einer oder mehreren farblosen Mesophyllschichten werden können, ist leicht zu verstehen.



Fig. 23.

Verteilung der grünen Gewebemassen in einem marmorierten Blatte
(*Ficus Parcellii*).

Eine besondere Bedeutung gewinnen die periklinen Grenzflächen grüner Mesophyllanteile bei sehr vielen marginaten Blättern, bei welchen ein grüner Gewebekern allseits von farblosem Mesophyll umhüllt wird. Die grüne Gewebemasse solcher albimarginat panaschierter Pflanzen steckt, wie BAUR ausführlich dargetan hat²⁾, gleichsam in einer Hülle blassen Gewebematerials, die alle Teile der Sprosse, auch die Achsen, lückenlos umspannt. Die Mächtigkeit dieser Hülle kann verschieden sein: am Blatt-rand entstehen oft zentimeterbreite farblose Säume, über und unter dem grünen Binnenkörper wird zumeist nur je eine farblose Mesophyllschicht wahrgenommen. Dem in Fig. 24a dargestellten Typus albimarginater Blätter folgen — außer dem zuerst genau erforschten *Pelargonium* — die rand-panaschierten Varietäten von *Acer negundo*, *Buxus marginatus*, *Cornus alba*, *Fuchsia globosa*, ferner *Glechoma hederacea*, *Brassica oleracea*, *Nicotiana gigantea*, *Farfugium argenteum marginatum*, *Solanum dulcamara* usw.³⁾. Viel seltener ist der Typus, für den ich bisher nur *Elaeagnus*

1) Einige Abbildungen, z. B. bei KÜSTER, ÜB. weißrandige Blätter, a. a. O. 1919.

2) BAUR, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse des „varietates albo-marginatae hort.“ von *Pelargonium zonale* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, 1, 330).

3) Vgl. KÜSTER, ÜB. weißrandige Blätter, a. a. O., 1919; FUNAOKA, a. a. O., 1924.

pungens anzuführen vermag: abgesehen von dem breiten farblosen Blatt-
rand entwickelt sich farbloses Mesophyll nur in einer Schicht auf der
Blattunterseite (Fig. 24 *b*). Ein dritter Typus (*Sambucus* u. a.) zeigt einen
weißen randläufigen Saum, aber nirgends Beteiligung farblosen Meso-
phylls am Aufbau des Binnenfeldes (Fig. 24 *c*). Endlich wären diejenigen
komplizierten Querschnittsbilder zu erwähnen, die an den viridi-albimar-
ginaten Blättern mancher *Ulmus*- oder *Sorbus*-Arten gefunden werden
und gleichsam den zuerst erwähnten Typus (*a*) mit der Entwicklung voll-
grüner Blattränder kombiniert zeigen (Fig. 24 *d*).

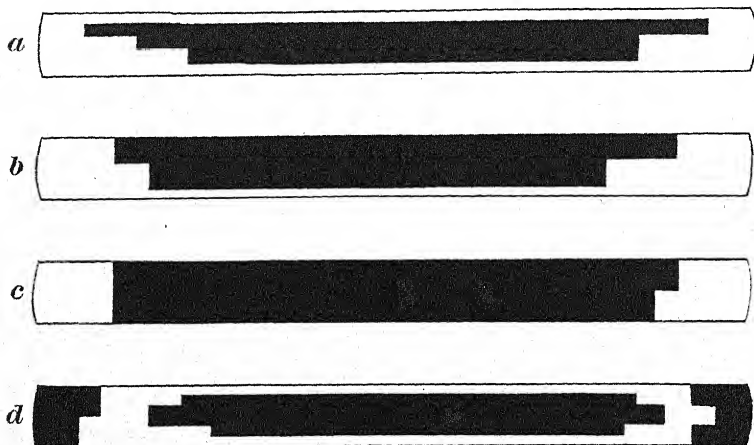


Fig. 24.

Typen der albimarginaten Panaschierung; schematische Blattquerschnitte:
a Pelargonium, b Elaeagnus, c Sambucus, d Ulmus.

Ganz ähnliche Gewebeverteilung wie bei den albimarginaten Pflanzen wird bei den viridimarginaten gefunden, deren Blattquerschnittsbilder gleichsam als Negative der in Fig. 24 gezeigten erscheinen würden — gemäß dem, was oben (S. 28) über die Inversion der Panaschierung zu sagen war: dem „albitunikaten“ Typus des in Fig. 24 *a* dargestellten *Pelargonium* entspricht ein invers gebauter „albinukleater“ (CORRENS). *Elaeagnus* ist mir auch in der (zu Fig. 24 *b*) inversen Form bekannt. Eine Inversion der in Fig. 24 *c* und *d* gezeigten Typen habe ich bis jetzt noch nicht finden können.

Die Anatomie der Achsen panaschierter Sprosse wiederholt hinsichtlich der Verteilung der grünen und blassen Gewebeanteile im wesentlichen das von den Blattspreiten her Bekannte. Der albitunikate Typus läßt an den Achsen eine oder mehrere Lagen farblosen Rindengewebes unter der Epidermis zustande kommen; der sektoriale wird durch mehr oder minder unregelmäßig umrissene grüne und blasser Gewebekeile auf dem Achsenquerschnitt kenntlich.

Die Abwechslung in der Verteilung grüner und blasser Anteile im Gewebe der Achsen ist erheblich und wird durch die in Fig. 25 vereinigten Querschnittsbilder panaschierter Zweige von *Buxus sempervirens* ver-

anschaulicht. Bei *a* ist der ganze Markzylinder grün, vom peripherischen Gewebe ein Anteil von 180° Breite (links); auf der anderen Hälfte ist außerhalb der Kambiumlinie nur ein schmaler grüner, an einer Stelle unterbrochener Saum entwickelt; jene Hälfte des Sprosses trägt normal grüne, diese lauter farblose Blätter. Nur mit blassen Blättern ausgestattet ist der in *b* dargestellte Sproß; die Hälfte des Leitbündelzylinders einschließlich des Markes ist grün, die äußeren Lagen der Rinde durchweg farblos; *c* und *d* zeigen Querschnitte derselben Achse in höherer Lage: den Grünzylinder erfaßt zunehmende Zerklüftung. Bei der nächsten Serie von Bildern (*e—h*) erfolgt die Zerklüftung derart, daß das ursprünglich (*e*) einheitliche Massiv von Grüngewebe in höheren Internodien sich „polystelär“ aufspaltet; einer der beiden grünen Gewebestränge — und zwar der rindenständige — keilt sich aus, der andere, markständige, bleibt erhalten (*h*); solange grünes Rindengewebe vorhanden ist, werden grüne Blätter produziert (*e—g*). Der bei *i* und *k* gezeichnete Sproß hat nur rindenständige Grünstränge, sein Mark ist weiß; nach dem Auskeilen auch dieser grünen Gewebeleisten ist das Achsengewebe völlig bleich (*k*).

Über die Verteilung der grünen und blassen Anteile im Blattstiel gibt Fig. 25 Aufschluß: sie erläutert, in welcher Weise die Anteile des Blattstieles mit den der Spreite hinsichtlich ihrer Farbigkeit korrespondieren¹⁾

Querschnitte durch panaschierte Blätter belehren uns darüber, daß die grünen und blassen Teile sich auch noch durch andere Qualitäten als durch die Farbe unterscheiden können. Die blassen Teile sind im allgemeinen ganz erheblich dünner als normal ergrünte, reichlich chlorophyllführende Zellenlagen höher als entsprechende blasse. Bei der marginaten Weigelia (*Weigelia rosea* LINDL. *Kosteriana* hort.) fand ich die blasse Randzone etwa 225 μ dick, die grünen Binnenfelder 345 μ , bei *Quercus pedunculata pulverulenta* die in allen Schichten chlorophyllfreien bzw. -armen Teile 150 μ , die in allen Schichten normal ergrünten 240 μ stark; die Blätter von *Fraxinus excelsior pulverulenta* werden an den vollgrünen Teilen bis 330 μ stark, an den halbgrünen, die nur im Schwammparenchym normale Chloroplasten führen, etwa 240 μ , die völlig farblosen Bezirke 180 μ dick. In anderen Fällen ist der Dickenunterschied geringer, z. B. bei *Spiraea Bumaldiana*, deren blasse Spreitensektoren ich 165—180 μ dick fand, neben grünen von 180 bis 195 μ Dicke²⁾. Bei panaschierten *Selaginella*-Arten konnte ich keinen nennenswerten Dickenunterschied feststellen.

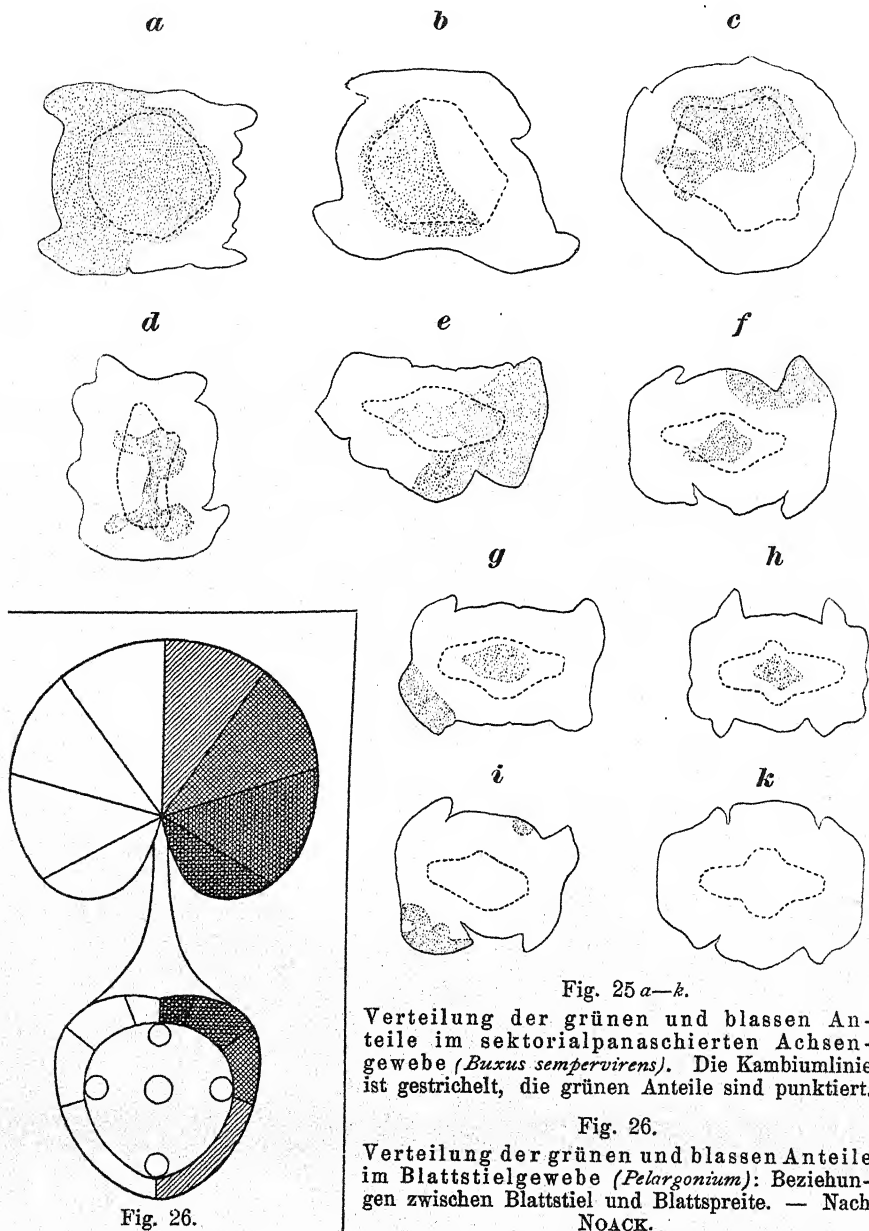
Der Unterschied in der Dicke der Spreiten kommt, wie zu erwarten, nicht durch die Epidermen, sondern durch das Grundgewebe zustande; entsprechende Schichten des Mesophylls werden mächtiger, wenn sie voll ergrünen, und können in diesem Falle Palisadencharakter annehmen, während sie in blassen Spreitenteilen isodiametrisch bleiben. Sehr auffällig wird der Längenunterschied zwischen blassen und grünen Palisaden, z. B. bei der pulverulent-panaschierten Eiche (Fig. 27 *a*); die oberste Palisadenlage erreicht in ihrer grünen Form 120 μ Höhe, in der blassen nur 30 bis 40 μ ; die zweite Palisadenlage wird grün bis 75 μ hoch, ohne Chlorophyll nur ca. 30 μ . Bei manchen albimarginaten Blättern des in Fig. 24 *a* dargestellten Typus können die subepidermalen farblosen Zellen so niedrig

1) NOACK, K. L., Entwicklungsmechanische Studien an panasch. Pelargonien, zugleich ein Beitrag z. Theorie d. Periklinalchimären (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, 61, 459).

2) Weitere Messungen z. B. bei FUNAOKA, a. a. O. 1924.

werden, daß sie der Beobachtung sich gelegentlich leicht entziehen. In anderen Fällen (oberste Palisadenreihen bei *Polygonum cuspidatum* u. v. a.) fand ich den Höhenunterschied zwischen grünen und farblosen Zellen entsprechender Gewebelagen erheblich geringer.

Fig. 27 *b* erläutert die ungleiche Mächtigkeit grüner und blasser Gewebeschichten an einem weiteren Beispiel und zeigt zugleich, daß beim



Vollergrünen sich typische Palisaden an Stelle isodiametrisch-rundlicher oder sogar tangential gestreckter Zellen entwickeln können.

Bei *Acer negundo* und *Glechoma hederacea* (albimarginate Formen) ist nicht nur die Zellenhöhe, sondern auch die Schichtenzahl grüner und farbloser Spreitenteile verschieden: die bunte *Glechoma*-Pflanze hat im grünen Teil eine Palisadenschicht mehr als in den blassen Arealen¹⁾.

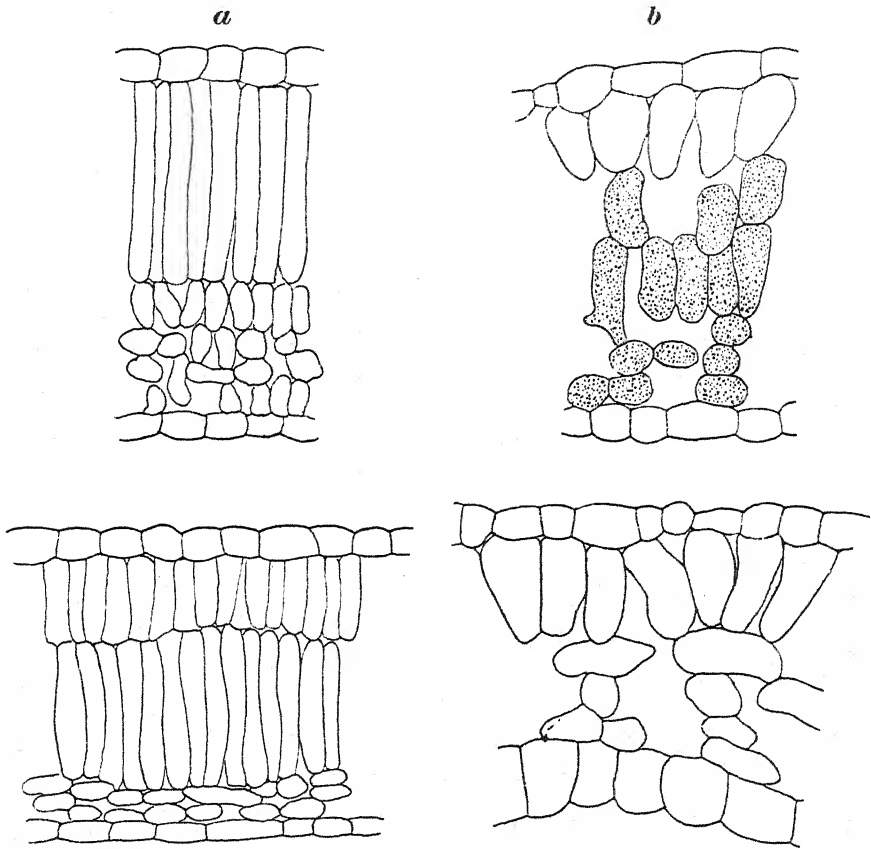


Fig. 27.

Mesophyll panaschierter Blätter. *a* Pulverulente Panaschierung von *Quercus pedunculata*; oben eine Blattstelle, bei welcher nur die erste (oberste), — unten eine solche, bei welcher nur die zweite Palisadenreihe ergrünt ist. — *b* Pulverulente Panaschierung von *Acer pseudoplatanus*, oben eine Blattstelle, bei welcher nur die oberste Palisadenreihe, — unten eine solche, deren Mesophyll in allen Schichten blaß ist.

Der geringen Dickenentwicklung der blassen Spreitenteile entspricht ihr schwaches Flächenwachstum, von dem schon oben die Rede war. Im mikroskopischen Bild panaschierter Blätter fällt nicht selten der lockere Bau der blassen Anteile, das Auseinanderrücken der Zellen auf, das durch die geringe Flächenwachstumsleistung der blassen Gewebeschichten sich

1) Vgl. FUNAOKA, a. a. O. 1924.

erklärt. Die über farblosen Pelargonienblatträndern lagernde Epidermis fand ich oftmals gefaltet und mit kaminähnlichen Schließzellensockeln ausgestattet. Wie Fig. 27 wenigstens andeutungsweise zeigt, entwickelt sich die oberste Mesophyllschicht blasser Spreitenteile oft mit zugespitzten Trichterzellen, die ihre breite Seite der Epidermis zuwenden (sehr auffällig z. B. bei *Hoffmannia Ghiesbreghtii*) — oder es kommen garnwickelartige Zellen zustande.

Über die Dichtigkeit des Leitbündelnetzes läßt sich für panaschierte Blätter der hier zusammengestellten Fälle (vgl. das oben zu Fig. 7 Gesagte) nichts Allgemeingültiges aussagen. FUNAOKA (a. a. O.) fand bei zahlreichen Messungen die blassen Teile bald ebenso dicht mit Leitbündeln ausgestattet wie die grünen (*Funkia*, *Glechoma* usw.), bald reichlicher als diese (*Farfugium argenteum albimarginatum*, *Stellaria media*). KÜMMLER stellte für blasse Anteile der Blätter von *Cornus alba* geringere Leitbündelentwicklung als für die grünen fest¹⁾. Auf den blassen Anteilen von Blättern des bunten *Arrhenatherum bulbosum* fällt die unvollkommene Differenzierung der Epidermis auf (geringe Entwicklung der „Blasenzellen“²⁾).

Die Epidermis der blassen und grünen Blattanteile zeigt im wesentlichen gleiche Bauverhältnisse. FUNAOKA (a. a. O.) gibt an, daß bei dem weißgerandeten *Farfugium argenteum* die Stomata der blassen Anteile um 10% häufiger mit fünf Epidermiszellen in Berührung stehen als die der grünen. Bei grüngerandeten Funkien fand ich die Spaltöffnungen oft stark asymmetrisch, wenn die Epidermis über farblosem Gewebe lag. Über asymmetrische und obliterierte Stomata panaschierte Blätter, überfusionierende Schließzellen, Zwillingstomata und andere Anomalien der Schließzellen (*Funkia*, *Mercurialis* u. a.) hat GERTZ einige Beobachtungen mitgeteilt³⁾. KÜMMLER⁴⁾, der die Stomata grüner und blasser Spreitenanteile namentlich auf ihre funktionellen Eigenschaften hin prüfte, musterte eine große Zahl von panaschierten Pflanzen aller hier vereinigten Gruppen: bei einigen findet er die Epidermis farbloser Spreitenteile mit grünen, bei anderen mit farblosen Schließzellen ausgestattet. In einer pulverulent panaschierten Form von *Ruta graveolens* fand ich ein Objekt, bei dem sich in den Epidermen Areale mit grünen Schließzellen neben solchen mit farblosen erkennen lassen — entsprechend dem Mosaikbau des Mesophylls vieler Blätter (Fig. 23). KÜMMLER stellte fest, daß auch farblose Schließzellen zu maximaler Öffnungsbewegung befähigt sind, und daß das Licht ihre Spaltweite beeinflußt. Ferner ist von seinen Ergebnissen hervorzuheben, daß die Schließzellen der blassen Anteile, gleichviel ob sie selbst Chlorophyll enthalten oder nicht, oft erheblich reichlichere Stärkemengen führen als die Stomata der grünen Areale. — Bei *Cornus sanguinea* tragen die blassen Spreitenteile etwas dünnere Haare als die grünen (FUNAOKA).

Schließlich ist dem Chromatophorengehalt der panaschierten Blätter nochmals die Aufmerksamkeit zu schenken. Bei den in der vorwiegenden zweiten Gruppe vereinigten Fällen führt der Inhalt sämtlicher Mesophyllzellen entweder normal grüne, oder verbleichende Chloroplasten; von

1) KÜMMLER, Üb. d. Funktion der Spaltöffnungen weißbunter Blätter (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, **61**, 610, 615).

2) GROB, Beitr. z. Anat. d. Epid. d. Gramineenblätter (Bibl. bot. 1896, **36**, 34).

3) GERTZ, O., Studier öfver Klyfoppningarnas morfologi etc. (Lunds univers. årsskrift, N. F., Ård II, 1919, **15**, No. 7, 14, 15).

4) KÜMMLER, a. a. O. 1922.

großem Interesse ist der Fund, daß bei *Primula sinensis* (GREGORY), *Capsella bursa pastoris* (CORRENS) und *Stellaria media albimaculatus* (FUNAOKA) in manchen Zellen farblose und grüne Plastiden nebeneinander vorkommen¹⁾. Entwicklungsgeschichtlich wie zellenphysiologisch bedürfen diese Beobachtungen noch der Ergänzung und Verwertung.

Entwicklungsgeschichtliches.

Abgesehen von den in den letzten Zeilen genannten Fällen besonderer Art bestehen die Grundgewebemassen der hier behandelten bunten Blätter aus zwei scharf geschiedenen Sorten von Zellen: normal grünen und blassen. Die Untersuchung der Gruppen, zu welchen diese beiden Zellenarten vereinigt sind, läßt keinen Zweifel daran, daß jene aus verwandtschaftlich miteinander verbundenen Zellen bestehen, d. h. die Nachkommenschaft einer Zelle oder der mehrerer gleichartig veranlagter benachbarter Zellen darstellen. Das Mesophyll gestreifter *Aspidistra*-Blätter gibt ein besonders gut geeignetes Merkmal zur Prüfung der verwandtschaftlichen Beziehungen ab, die die Zellen der grünen oder blassen Zellen des Spreitengrundgewebes miteinander verbinden.

Die Mutterzelle, auf die wir das kleine blasse Gewebeareal, das sich vereinzelt inmitten des grünen Mesophylls, z. B. eines *Dahlia*-Blattes, findet, beziehen, stammthrerseits ohne Zweifel von einer normalen Zelle ab, und aus dem geringen Umfang des blassen Areales müssen wir folgern, daß der Zeitpunkt der Entstehung jener Mutterzelle erst in den späteren Phasen der Blattentwicklung zu suchen ist. Je eher diejenigen Teilungen in der Entwicklung des Pflanzenkörpers vor sich gehen, durch welche abweichend veranlagte Zellen entstehen, um so umfangreicher wird der Komplex der von letzteren stammenden Abkömmlinge sein, um so ansehnlicher werden die blassen Areale in den Organen panaschierter Pflanzen ausfallen müssen — vorausgesetzt, daß in der Nachkommenschaft niemals wieder in rückläufiger Wandlung der Qualitäten Zellen entstehen können, die normal ergrünen und ihrerseits normal grüne Nachkommen erzeugen. Ganz ähnliche Gesetze wie die Struktur und Entwicklung der sektorial und marmoriert panaschierten Blätter beherrschen offenbar die der *Coleus*-Spielarten, auf deren Blättern rote und anthozyanfreie Areale sich in derselben Weise vereinigt finden, wie grüne und blasser Teile bei den panaschierten Pflanzen²⁾.

Daß an normal grünen Pflanzen, die bereits zahlreiche einfarbige Blätter produziert haben, Panaschierungen auftreten, ist ein häufiger Fall: es kann in der Nähe des Vegetationspunktes plötzlich ein weißer Sektor sich bilden, es können auf den im übrigen normal grünen Blättern blasser Sprengel sich bemerkbar machen, und es können plötzlich marginale Zeichnungen auftreten³⁾. Zu entwicklungsgeschichtlichen Erwägungen von grundsätzlicher Bedeutung hat namentlich das Studium der albamarginaten Buntblättrigen angeregt. Die Beobachtung, daß viele von diesen

1) GREGORY, On variegation in *Primula sinensis* (Journ. of genetics 1915, 4, 305). CORRENS, Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen I (Sitzungsber. Akad. Wiss., Berlin 1919, XXXIV, 585). FUNAOKA, a. a. O. 1924.

2) KÜSTER, Die Verteilung des Anthozyans bei *Coleus*-Spielarten (Flora 1917, 110, 1).

3) KÜSTER, Über weißrandige Blätter usw., a. a. O. 1919.

(Fig. 24a), z. B. die weißgerandeten Pelargonien, allseits um einen grünen Gewebekern einen farblosen Zellenmantel entwickeln, führte BAUR zu der Annahme, daß schon an den Vegetationspunkten albimarginater Pelargonien unter der Epidermis bzw. dem Dermatogen zwei Sorten von Zellen vorhanden sind, eine subepidermale Schicht, aus deren Zellen die blassen Grundgewebeanteile der panaschierten Sprosse hervorgehen, — und die tiefer liegenden Gewebemassen, von welchen sich die inneren normal grünen Anteile ableiten. BAUR bezeichnete auf Grund dieser von ihm vermuteten entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge die albimarginaten Pflanzen des Pelargoniumtyps als „Periklinalchimären“¹⁾.

Ihre Entstehung führt BAUR auf häufige Unregelmäßigkeiten in der Form der grünen und blassen Anteile sektorial panaschierten Sprosse zurück. Die Grenzen dieser beiden Anteile folgen keineswegs immer den Radien in regelmäßigem Verlauf, sondern zeigen, wie der in Fig. 28 dargestellte

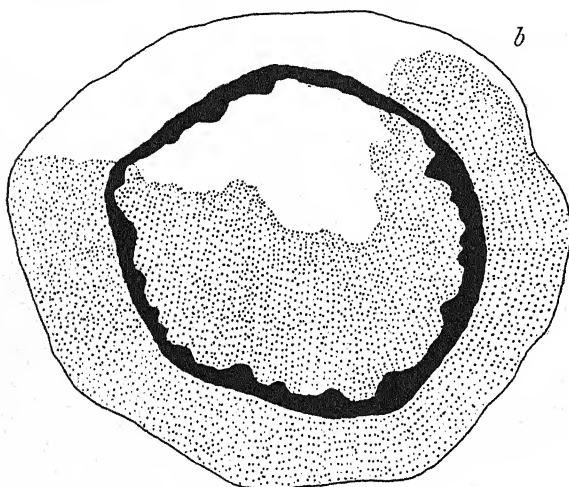


Fig. 28.

Anomalien in der sektorialen Aufteilung einer Achse. Querschnitt durch eine sektorial geteilte Achse, aus welcher sich nach BAUR marginal panaschierte Seitenorgane zu entwickeln vermögen; links radialer Verlauf der Grenze zwischen Grün und Blaß; rechts (b) Überlagerung des grünen Teiles durch den blassen. Nach BAUR.

Achsenquerschnitt zeigt, oftmals starke Abweichungen der Grenzlinien. Wenn über einer Stelle wie b sich Seitensprosse entwickeln, so werden diese nach BAUR marginal panaschierte, albimarginale Struktur haben. Gegen diese Erklärung sprechen manche Erwägungen; Tatsache ist, daß sich marginale Panaschierung auch ohne Vermittlung von Sektorenbildung und periklin abgelenkten Sektorengrenzen entwickeln kann²⁾.

Mit BAURS Auffassung sind viele Befunde nur dann vereinbar, wenn wir die weitere Annahme machen, daß die Abkömmlinge blasser Zellen unter irgend-

welchen Umständen wieder voll ergrünen und grüne Nachkommen erzeugen können. Bei den weißrandigen Pelargonien, der entsprechend gebauten *Glechoma hederacea* u. v. a.³⁾ treten außerordentlich oft in den blassen Blattsäumen große oder kleine Grünsprenkel auf, und sogar an Zweigen, die schon viele rein weiße Blätter oder Blattpaare geliefert haben — bei

1) BAUR, a. a. O. 1909. Vgl. auch BAUR, Pflropfbastarde (Biol. Zentralbl. 1910, 30, p. 497); BAUR, Einführung in die exper. Vererbungslehre, 5 u. 6. Aufl., 1922, 293 ff. Ferner LAKON, Die Weißrandpanaschierung von *Acer negundo* (Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1921, 26, 271).

2) KÜSTER, a. a. O. 1919.

3) KÜSTER, a. a. O. 1919.

Glechoma zählte ich bis zwanzig Paare —, können unvermittelt wieder grün gezeichnete Blätter auftreten.

Die Annahme, daß aus den Abkömmlingen einer Zellenlage, die zunächst nur blasse Elemente entstehen ließ, auch wieder normal grüne Zellen hervorgehen können, ist dann entbehrlich, wenn BAURS Theorie einer determinierten subepidermalen Urmeristemschicht aufgegeben, und wenn die Entscheidung über den blassen oder normal grünen Charakter der Zellen in einer späteren Phase der Entwicklung gesucht wird. NOACK¹⁾ hat die Meinung vertreten, daß bei den Pelargonien die Entscheidung erst dann fällt, wenn die Zellen den typisch halbmeristematischen Zustand erreicht haben. Pflanzen, deren Organe im ausgewachsenen Zustand einen Gewebekern und einen Gewebemantel ungleicher Beschaffenheit haben, deren Vegetationspunkte aber solche Differenzierung noch nicht aufweisen, nennt NOACK Mantelchimären. Seine Erklärung stellt die albimarginaten Pelargonien und die ihnen ähnlich sich entwickelnden Buntblättrigen in eine Reihe mit den marmorierten und pulverulenten, insofern als wir für diese ebenfalls eine späte Differenzierung des Zellenmaterials voraussetzen mußten; sie vermag weiterhin auch die auffälligen Inversionen der Panaschierung (s. o.) leichter zu erklären als es mit Hilfe BAURS Annahmen möglich ist. Ob und wie sich mit den hier vorgetragenen Erklärungsversuchen das Auftreten jener seltenen Panaschierungen in Einklang bringen läßt, deren Zellen in einem Lumen grüne und blasse Chromatophoren vereinigt zeigen (s. o.), bedarf weiterer Untersuchung²⁾.

Die Frage, ob von blassem Gewebematerial sich normal grünes herleiten kann, bedarf ebenfalls weiterer Prüfung. Die Ontogenese der Epidermis und anderer Gewebeformen vieler Blätter lehrt uns, daß auch im normalen Entwicklungsgang Zellen und Gewebe entstehen können, die chlorophyllfrei sind und bleiben, deren Zellen jedoch die Potenzen zur Chlorophyllbildung nicht eingebüßt haben, sondern unter Umständen — wie bei regenerativen Vorgängen — chlorophyllhaltige Nachkommen liefern können.

1) NOACK, K. L., Entwicklungsmechan. Studien usw., a. a. O. 1922. — Vgl. auch RENNER, Die Scheckung d. *Oenotherabastarde* (Biol. Zentralbl. 1924, **44**, 309, 319). STOMPS, TH. J., Üb. zwei Typen v. Weißrandbunt bei *Oenothera biennis* (Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1920, **22**, 261). PEKLOS Arbeiten (1914) sind mir nur aus einem Referat bekannt (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1922, **32**, 168).

2) Vgl. die von CORRENS gegebenen Erörterungen über die „Albomaculatio“ (Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen, VI, VII, Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, phys.-math. Kl. 1922, XXXIII, 475).

2. Etiolement und verwandte Erscheinungen.

Pflanzen, die sich im Dunkeln oder bei unzureichendem Lichtgenuß, namentlich bei unzureichendem Genuß blau-violetter Strahlen, entwickeln, weichen in ihrer äußeren Tracht ebenso wie durch ihre histologische Struktur sehr wesentlich von den im vollen Lichtgenuß erwachsenen Exemplaren ab. Den Komplex der Symptome, die sich bei Dunkelkultur der Versuchspflanzen bemerkbar machen, bezeichnen wir zusammenfassend als Etiolement, die im Dunkeln erwachsenen abnorm entwickelten Pflanzen nennen wir etioliert.

Etiolierte Pflanzen unterscheiden sich von normal entwickelten in erster Linie durch ihre bleiche Farbe; dikotyle Gewächse pflegen bei Dunkelkultur abnorm gestreckte Internodien und übermäßig verlängerte Blattstiele zu entwickeln, die Blätter der monokotylen ihre basalen Vegetationspunkte abnorm lange in Tätigkeit zu lassen¹⁾.

Die anatomische Untersuchung etiolierter Blätter²⁾ macht uns zunächst mit der unvollkommenen Entwicklung des Chromatophorenapparates bekannt. Die Chlorophyllkörner sind kleiner als in normalen Zellen und vor allem nicht grün, sondern blaßgelb; man hat ihr Pigment als Etiolin bezeichnet.

Ihre Gewebestruktur wird dadurch gekennzeichnet, daß alle Differenzierungsprozesse unvollkommener sich abgespielt haben als unter normalen Existenzbedingungen; die Mesophyllschichten zeigen entweder gar keine deutliche Differenzierung in Palisaden- oder Schwammparenchym, oder die Unterschiede zwischen diesem und jenem sind nicht so ausgesprochen wie bei entsprechenden normalen Teilen. Die Epidermis hat nicht soviel Stomata wie die normale³⁾, die Behaarung wird spärlich.

Bei Untersuchung etiolierter Achsen machen sich analoge Struktur-anomalien bemerkbar; die Leitbündel sind schwach entwickelt, namentlich ihr sekundärer Zuwachs fällt oft sehr schwächlich aus; die Produktion

1) Eingehende Mitteilungen hierüber und über Gewächse mit abweichendem Verhalten z. B. bei McDUGAL, Infl. of light and darkness upon growth a. development (Mem. New York bot. gard. 1903, 2); BERTHOLD, G., Untersuchungen z. Physiol. d. pflanzl. Organisation, 1904, 2, 188 ff.; PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1904, 2, 98 ff.; GRÄFE, V., Ernährungsphysiol. Prakt. d. höh. Pfl., Berlin 1914, 130 ff.; BENECKE-JOST, Pflanzenphys. 1923, 2, 50; TRUMPF, Üb. d. Einfl. intermittier. Belichtung auf d. Etiolement d. Pfl., Diss., Hamburg 1921 (vgl. Botan. Arch. 1924, 5, 381); KAUFMANN (geb. HASPELMATH), Beitr. z. Kenntn. d. Etiolements (Dissert. d. Naturwiss. Fak. Frankfurt a. M. 1924, 2, 158).

2) Von älteren Autoren vgl. namentlich KRAUS, G., Üb. d. Ursachen d. Formänderungen etiolierter Pfl. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1869/1870, 7, 209).

3) Über die Stomata etiolierter Blätter vgl. namentlich WASSERMANN, Beitr. z. Kenntn. d. Morphologie d. Spaltöffnungen (Botan. Arch. 1924, 5, 26).

mechanischer Faserbündel bleibt hinter der normalen zurück, und die parenchymatischen Grundgewebsanteile entwickeln sich fast als homogene Masse, die keine Differenzierungen der verschiedenen Schichten oder doch nur Andeutungen der für normal entwickelte Achsen charakteristischen Unterschiede erkennen läßt¹⁾. Fig. 29 vergleicht die Querschnitte durch einen normal belichteten und einen etiolierten Trieb von *Solanum tuberosum*; beide Schnitte sind durch ungefähr gleich dicke Achsen geführt worden: die kollenchymatischen Lagen unter der Epidermis des normalen Triebes bleiben beim Etiollement fast ganz aus; völlig fehlt bei diesem natürlich die Ausbildung einer besonders chlorophyllreichen Zellschicht in der Rinde; der sekundäre Zuwachs im Leitbündelgewebe ist bei dem verdunkelten Exemplar außerordentlich schwach, und die Bildung der großen Markhöhle bleibt bei ihm aus: die etiolierten Triebe bleiben massiv²⁾. Bei den Blättern der Monokotyledonen sah KAUFMANN das Mesophyll lückenlos bleiben (a. a. O.).

Hemmung der Haar-

1) Viele Einzelheiten hierüber, z. B. bei KÜHLHORN, Beitr. z. Kenntnis d. Etiollements, Diss., Göttingen 1904 und BEYRER, Beobacht. üb. d. Etiollement bei Wasserpfl. (14. Jahresber. k. k. Staats-oberreal-Gymn. Tetschen a. d. Elbe 1912—13; vgl. Botan. Zentralbl. 1913, 123, 613).

2) Weitere Beispiele — *Polygonum*, *Dahlia*, *Helianthus* — bei KAUFMANN, a. a. O.

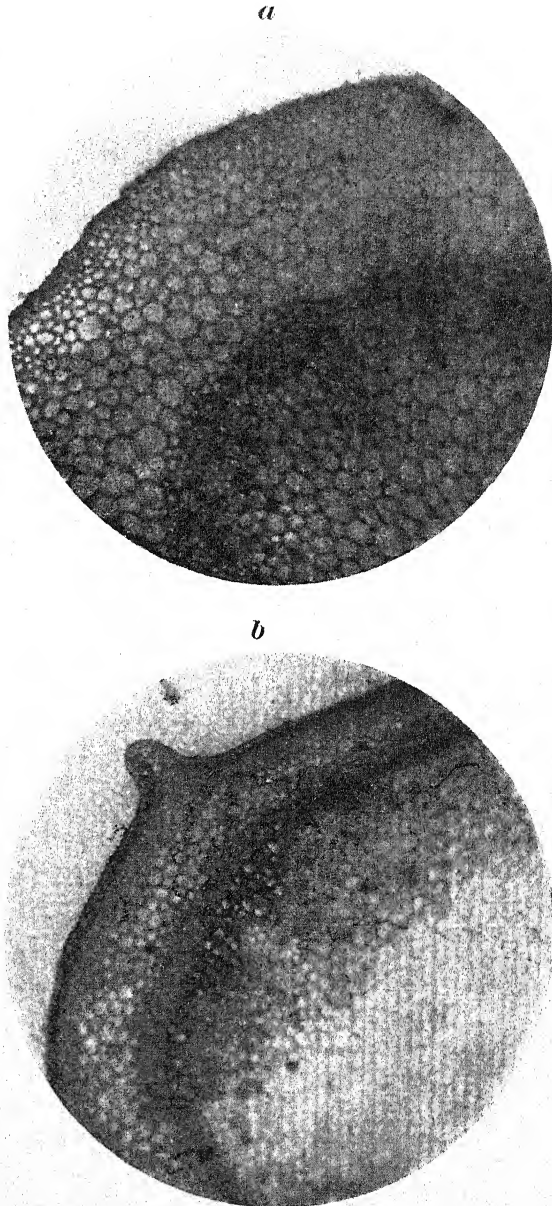


Fig. 29.

Etiollement. Querschnitte durch (a) etiolierte und (b) normal entwickelte gleich starke Achsen von *Solanum tuberosum*.

bildung stellte KAUFMANN (a. a. O.) für etioliierte *Helianthus*-Achsen fest.

Über den Zelleninhalt etiolierter Sprosse haben BERTHOLD und seine Schüler wiederholt Beobachtungen gesammelt¹⁾. Im allgemeinen fallen die etioliierten Sprosse durch Mangel an reduzierendem Zucker auf; die Stärke erschien mehreren Autoren im wesentlichen ebenso reichlich wie in normalen Trieben. Über den Reichtum an Gerbstoff läßt sich keine allgemein gültige Angabe machen²⁾.

Abnormaler Reichtum an Eiweiß-Kristalloiden wird für die Blätter etiolierter Kartoffeltriebe angegeben³⁾.

Die Ausbildung des roten Farbstoffes in den Blütenkronen und den vegetativen Teilen der Pflanze wird durch Aufenthalt im Dunkeln bei verschiedenen Gewächsen in verschiedenem Sinne beeinflusst: die Anthozyanbildung kann ausbleiben oder schwächer erfolgen als unter normalen Umständen, kann aber auch eine Steigerung erfahren oder von der Dunkelkultur unbeeinflusst bleiben⁴⁾.

Viele Pflanzenorgane, die aus dem Dunkeln ans Licht gebracht werden, färben sich besonders kräftig rot (*Polygonum cuspidatum*, *Aster*, *Corylus*, *Quercus*, *Juglans*): später geht die Färbung im allgemeinen wieder zurück, in einigen Fällen bleibt sie erhalten. Die gesteigerte Anthozyanfärbung hat ihren Grund darin, „daß im Dunkeln die peripheren, chlorophyllführenden Gewebemassen der Rinde zurücktreten, und an ihrer Stelle großzelligeres Parenchym gebildet wird. Damit stellt sich dann auch eine vermehrte Disposition zur Bildung von Zucker, Gerbstoff und Farbstoff ein“ [BERTHOLD]⁵⁾.

Neben den bisher beschriebenen Merkmalen der Gewebestruktur, die alle auf eine Hemmung der Entwicklung hinauslaufen, begegnen uns bei Untersuchung etiolierter Achsen noch solche, die eine Steigerung des Wachstums bekunden.

Daß bei dem gesteigerten Wachstum die Zellen ihre normalen Proportionen völlig verlieren können, macht Fig. 30 klar: Die Zellen einer normalen *Ceratophyllum*-Achse sind breiter als lang, die der etioliierten bestehen aus stark gestreckten Zellen; die normalen Zellen sind 17,1—25,7 μ lang, die der etioliierten Sprosse 128,3—256,5; die Breite ist ungefähr dieselbe geblieben. Die Zunahme des Breitendurchmessers der Grundgewebezellen (*Solanum tuberosum*) veranschaulicht Fig. 29;

1) Vgl. BERTHOLD, a. a. O. 1904; KÜHLHORN, a. a. O. 1904; von älteren Autoren z. B. MER, LA glycogénèse dans le règne végétal (Bull. soc. bot. France 1873, **20**, 164; vgl. Bot. Jahresber. 1873, **1**, 309), und KRAUS, Grundlinien zu einer Phys. d. Gerbstoffs, 1889, 58. Weitere Literatur bei BERTHOLD, a. a. O. 1904, 189.

2) KÜHLHORN, a. a. O. 1904.

3) HUBER, Üb. d. massenhafte Auftreten von Eiweißkristalloiden in etiol. Sprossen (Österr. botan. Zeitschr. 1914, **64**, 273).

4) KÜHLHORN, a. a. O. 1904, 79; dort weitere Literaturangaben.

5) BERTHOLD, a. a. O. 1904, 190; derselbe Autor führt ebendort die roten Querblätter, die sich an den Blattscheiden von *Zea mays* im Hochsommer bemerkbar machen, auf die Wirkung des Etiollements zurück; die geröteten Zonen „finden sich an den in der Nacht aus der Umhüllung der älteren Scheiden hervorgetretenen Partien, die letzteren an dem Zuwachs während der Tagesstunden. Jene sind etwas etioliiert und darum in der Natur ihrer Gewebe ein wenig von den weniger gefärbten unterschieden“. — Über Abnahme des Anthozyangehaltes im Dunkeln vgl. JONESCO, Str., Contrib. à l'étude du rôle physiol. des anthocyanes (C. R. Acad. Sc., Paris 1921, **172**, 1311).

besser noch als die Querschnitte geben die Längsansichten des Gewebes über die gewaltigen Leistungen des Zellenwachstums Aufschluß. Läßt man *Ranunculus repens* etiolieren, so wachsen die Blattstiele bis zum 10- und 20fachen Betrag ihrer normalen Länge heran; die Grundgewebszellen der normalen Stiele fand ich 200—300 μ , die der etiolierten 400—800 μ lang. Hieraus geht ohne weiteres hervor, daß die abnorm verlängerten Internodien aus mehr Grundgewebezellen sich aufbauen als die normalen¹⁾.

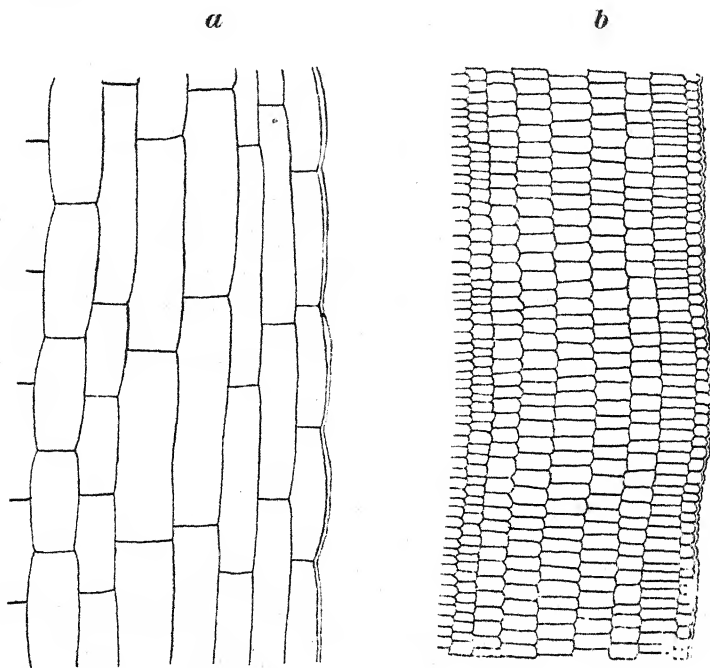


Fig. 30.

Etiollement. *a* etiolierter, *b* normaler Stengel von *Ceratophyllum* im Längsschnitt. Nach SCHLOSS-WEILL²⁾.

Eine Reihe von Pflanzen, deren etiolierte Achsen durch gesteigerte Entwicklung des Markes und der Rinde erheblich dicker werden können als die normal belichteten, hat KÜHLHORN (a. a. O.) beschrieben (*Syringa Emodi*, *S. vulgaris*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus padus* u. a.). *Dahlia*-Blätter werden im Dunkeln dicker als bei Licht (KAUFMANN), ebenso die der *Montbretia*; abnorm dicke Achsen fand dieselbe Autorin bei etiolierten *Dioscorea*-Arten.

SCHÖBER stellte fest, daß die an gestreckten etiolierten Internodien stehenden Haare aus längeren Zellen bestehen als die der normalen³⁾.

1) Vgl. KRAUS, a. a. O. 1869/70, 215 ff.

2) SCHLOSS-WEILL, B., Üb. d. Einfl. d. Lichtes auf einige Wasserpfl. (Beih. z. Bot. Zentralbl. 1918, **35**, Abt. I, 1, 8).

3) SCHÖBER, Üb. d. Wachstum d. Pflanzenhaare an etiol. Blatt- u. Achsenorganen, Diss., Breslau 1886.

Abnorm große Pollenkörner, die einkernig blieben, fand TISCHLER¹⁾ in den Blüten etiolierter *Potentilla*-Pflanzen.

Drehwuchs (Torsion der Achsen) ist nach SACHS²⁾ bei etiolierten Pflanzen weit verbreitet; neuerdings erwähnt ihn KAUFMANN³⁾ für etiolierte Exemplare von *Polygonum*⁴⁾.

Anthozyan in Organen, die bei Lichtkultur ungerötet bleiben, wurde bei etiolierter *Dioscorea* beobachtet (KAUFMANN).

Einen neuen Gesichtspunkt in die Beurteilung der Anatomie etiolierter Sprosse bringen PRIESTLEY und EWING⁵⁾ durch den Nachweis, daß in etiolierten Sprossen eine Endodermis angelegt wird, wie sie normalerweise in den Wurzeln, nach COSTANTINIS Untersuchungen⁶⁾ aber auch in unterirdisch wachsenden Sproßformen auftritt. Diese Endodermis und ihre Wirkungen auf den Stoffverkehr zwischen Geweben und Organen, insbesondere auf die Ernährung der Rindengewebe, erklären nach den genannten Autoren viele histologische und morphologische Eigentümlichkeiten der etiolierten Sprosse. —

Albinos stimmen zwar mit etiolierten Pflanzen in dem Unvermögen zur Assimilation überein, sind aber histologisch und morphologisch, ihnen durchaus unähnlich⁷⁾.

Wenn wir auch vorhin die bleiche Farbe der im Dunkeln erwachsenen Pflanzen unter den Merkmalen etiolierter Gewächse an erster Stelle genannt haben, so ist jene doch nicht das entscheidende Kennzeichen des Etiollements; die bleiche Farbe tritt nur bei totalem Lichtabschluß oder bei sehr bescheidenem Lichtgenuß auf; bei reichlicherem Lichtgenuß können die Pflanzen in Form und Struktur die Kennzeichen des Etiollements tragen, in der Farbe aber normal belichteten Individuen gleich oder sehr ähnlich werden. Da das Etiollement je nach dem Grad des Lichthungers, dem die Gewächse ausgesetzt worden sind, verschiedene Grade der Intensität erreichen kann, hat man auch von vollständigem und partiellem Etiollement, von ganz- und halbetiolierten Pflanzen gesprochen. Mit WIESNER werden wir alle unterhalb des Lichtgenußminimums eintretenden Veränderungen

1) TISCHLER, Zellstudien an sterilen Bastardpfl. (Arch. f. Zellforschung 1908, 1, 33, 80).

2) SACHS, Üb. d. Einfl. d. Tageslichtes auf Neubildung u. Entfaltung usw. (Botan. Zeitg. 1863, 21, Beil. z. Nr. 31/33).

3) KAUFMANN, a. a. O. 1924; vgl. hierzu auch das, was G. KRAUS (a. a. O. 1869/70, 217 ff.) über die Bedeutung der Gewebespannungen in wachsenden Achsen sagt, und seine Annahme, daß in etiolierten Achsen das energisch wachsende Mark ständig nur dehnungsfähige Rindengewebe neben sich hat; es wäre zu prüfen, ob der Drehwuchs etiolierter Pflanzen auf überlegene Wachstumsintensität der Rindenschichten schließen läßt.

4) Über nicht windende Pflanzen, die im Dunkeln winden, sind SACHS (Vorles. üb. Pflanzenphysiologie 1882, 668) und NOLL (Üb. rotierende Nutation an etiol. Keimpflanzen, Botan. Zeitg. 1875, 43, 665) zu vergleichen; vgl. hiergegen NEWCOMBE, F. C., D. Verhalten der Windepfl. in d. Dunkelheit (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, 56, 511).

5) PRIESTLEY, J. H. & EWING, J., Physiological studies in plant anatomy VI: Etiolation (New phytol. 1923, 22, 30); vgl. auch RIPPEL, Üb. d. Ausbildung d. Endodermis in oberirdischen Organen, bes. im Laubblatt (Ber. d. D. Bot. Ges. 1915, 33, 198).

6) COSTANTIN, J., Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones (Ann. sc. nat., bot., sér. VI, 1883, 16, 1).

7) SCHRÖDER, Üb. d. Einfl. v. Außenfakt. auf die Koleoptilenlänge usw. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1910, 28, 38, bes. 49).

als Etiollement bezeichnen dürfen¹⁾. Der Übergang zwischen unvollkommen etiolierten und normal entwickelten Pflanzen ist selbstverständlich ein allmählicher.

Im allgemeinen dürfte der Satz Geltung haben, daß das Symptom der bleichen Färbung nur bei weitgehendem Lichtmangel, die morphologischen Merkmale etiolierter Pflanzen, namentlich die Streckung der Internodien und Blattstiele auch bei geringerem Lichtmangel auftreten, und die Hemmung in der Gewebedifferenzierung auch noch da erkennbar wird, wo die äußere Gestalt der Pflanzen eine normale ist. Die bleiche Färbung und manche morphologischen Charaktere etiolierter Pflanzen sind ätiologisch auf das Fehlen spezifischer Lichtwirkungen zurückzuführen²⁾, während ihre anatomischen Kennzeichen — Vergrößerung der Zellen, Hemmung der Zellen- und Gewebedifferenzierung — mit den spezifischen Wirkungen des Lichtes nichts unmittelbar zu tun haben. Am weitesten vorgedrungen ist die ätiologische Analyse der Etiollementphänomene gegenüber den Farnen³⁾: KLEBS nimmt an, daß bei Dunkelkulturen außer den Wirkungen, die der Ausfall der C-Assimilation bedingt (trophische Wirkungen), noch die eines bei Licht entstehenden Katalysators in Rechnung zu ziehen sind, der das Wachstum beeinflußt (blastische Wirkungen). Vielleicht sind auch die von seiten der Reizphysiologie betriebenen Studien über die Lichtwachstumsreaktion geeignet, die Ätiologie des Etiollements aufzuklären.

Weiterhin wird bei dieser Aufgabe die vergleichende Pathologie in Anspruch zu nehmen sein. Ganz ähnliche Erscheinungen wie bei Dunkelkulturen werden bei Lichtkulturen unter dem Einfluß der verschiedensten äußeren Bedingungen wahrgenommen: das gilt sowohl für die übermäßige Verlängerung bestimmter Organe wie für die unvollkommene Differenzierung der Gewebe, die sowohl infolge starker Hemmung der Transpiration als nach mannigfaltigen anderen Störungen der Ernährung beobachtet werden kann⁴⁾. So können wir mit NOLL⁵⁾ von „Hungeretiollement“ sprechen, wenn die Wurzeln vom *Triticum* infolge ungünstiger, stickstoffreier Ernährung sich übermäßig verlängern. Von Hungeretiollement zu sprechen ist auch PORTHEIMS Ergebnisse gegenüber wohl gestattet; nimmt man Keimpflanzen von *Phaseolus vulgaris* einen Teil der in ihren Kotyledonen gespeicherten Vorräte (Entnahme von $\frac{1}{2}$ oder $1\frac{1}{2}$ Keimblättern), so treten Streckung der Stengelteile und Reduktion der Blattspreiten ein⁶⁾. Abnormes

1) WIESNER, Der Lichtgenuß der Pfl., Leipzig 1907, 260. — Über Etiollement trotz kontinuierlicher Belichtung vgl. HARVEY, R. B., Growth of plants in artif. light (Bot. Gaz. 1922, 74, 447).

2) Vgl. FITTING, Lichtperzeption u. phototrop. Empfindlichkeit. Zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiollement (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, 45, 83); dort weitere Literaturangaben. Vgl. ferner KLEBS 1917, s. u.

3) KLEBS, Zur Entwicklungsphysiol. d. Farnprothallien, 2. Teil (Sitzungsber. Heidelberger Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl. 1917).

4) WIESNER (Formänderungen von Pfl. bei Kultur im absolut feuchten Raum u. im Dunkeln, Ber. d. D. bot. Ges. 1891, 9, 46) hat gezeigt, daß bei manchen Arten die Streckung nur im Dunkeln (*Taraxacum officinale*), bei anderen im Dunkeln und im dampfgesättigten Raum erfolgt (*Sempervivum tectorum* u. a.). Hand in Hand mit den äußerlich sichtbaren Veränderungen der Achsen gehen die histologischen, die in der abnormen Streckung der Zellen bestehen.

5) NOLL, Üb. d. Etiollement d. Pfl. (Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Natur- und Heilkunde, Bonn 1901).

6) PORTHEIM, Üb. Formveränd. durch Ernährungsstör. bei Keimlingen mit Bezug auf das Etiol. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1907, 116, Abt. 1, 1360).

Längenwachstum zeigen die Rhizoiden von *Funaria* bei N-freier Kultur¹⁾, ebenso manche Farnprothallien²⁾. Ähnliche abnorme Veränderungen, die vermutlich ursächlich mit Nahrungsentzug und Hunger zusammenhängen, erfahren die Organe mancher Pflanzen nach Infektion durch Parasiten; um einige Beispiele zu nennen, erinnere ich an die von *Uromyces* deformierten Euphorbien, an die von Puccinien infizierten Anemonen³⁾. Wahrscheinlich setzen sich hier auch die abnorm großen Organe stets aus Zellen von abnormer Länge zusammen. Sehr auffällig ist beispielsweise die Vergrößerung der Zellen (Epidermis) bei den von *Endophyllum sempervivi* infizierten, zu abnormer Länge herangewachsenen *Sempervivum*-Blättern. Das den Pflanzenphysiologen lästige Auswachsen der Hypokotyle (*Avena*) wird durch Luftverunreinigung hervorgerufen. Das abnorme Streckungswachstum bleibt aus, wenn für Lüftung und für Beseitigung des Kohlendioxyds gesorgt wird⁴⁾. Da bei den Versuchen, die dem Verhalten der Pflanzen im Dunkeln gewidmet waren, auf ausreichendem Luftwechsel wohl nur ausnahmsweise geachtet worden ist, wird in Zukunft zu prüfen sein, ob noch andere der bei Lichtabschluß beobachteten Symptome ebenso wie die Hypokotylstreckung auf die Wirkung verunreinigter Luft zurückzuführen sind. So z. B. sah TEODORESCO bei Kultur im kohlenstofffreien Raum seine Versuchspflanzen längere Internodien entwickeln als in CO₂-haltiger Atmosphäre⁵⁾. Ähnliche Zellenstreckung wie an etiolierten Pflanzen konnte MONAHAN⁶⁾ durch elektrische Entladungen hervorrufen (*Raphanus sativus*) u. a. m. Daß in verunreinigter Luft auch Etiolmenterscheinungen ausfallen können, zeigte MOLISCH⁷⁾.

Die Eigentümlichkeiten, welche etiolierte Pflanzen von den bei normaler Belichtung erwachsenen Exemplaren unterscheiden, können mehr oder minder vollkommen verschwinden, wenn die im Dunkeln gezogenen Gewächse nachträglich an das Licht gebracht werden. Die gelbliche blasse Farbe wird durch eine grüne ersetzt, und auch die histologischen Charaktere können sich den normalen nähern; nach RICÔME sind die abnorm langen Zellen der gestreckten Internodien sogar imstande, sich nachträglich zu teilen⁸⁾.

1) SCHÖNE, Beitr. z. Kenntnis d. Keimung d. Laubmoossporen usw. (Flora 1906, 96, 276).

2) KLEBS, Zur Entwicklungsphysiol. d. Farnprothallien, 3. Teil, a. a. O. 1917.

3) Abbildung eines ähnlichen Falles bei NEGER, Acomodación de la planta-huésped a las condiciones de vida de un parasito (Anales de la Universidad Santiago 1896, 91, 49; *Acidium Dichondrae*).

4) DE VRIES, MARIE S., Üb. d. Ursache des Auswachsens des Hypokotyls bei Keimlingen von *Avena sativa* (Rec. trav. bot. Néerland 1917, 14, 109). — Von anderen Autoren, die demselben Phänomen ihre Aufmerksamkeit geschenkt haben, ohne seine Ursache zu erkennen s. BLAAUW, A. H., Die Perzeption d. Lichtes (ibid. 1909, 5, 209, 220).

5) TEODORESCO, Infl. de l'acide carbonique sur la forme et la struct. des pl. (Rev. gén. de bot. 1899, 11, 445).

6) MONAHAN, The infl. of electr. potential on the growth of plants (27. Jahresber. Hatch. Versuchstation Massachusetts 1907, p. 14).

7) MOLISCH, Üb. d. Einfl. d. Tabakrauches auf d. Pfl. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl. 1911, 120, Abt. I, 3).

8) RICÔME, Action de la lumière sur des plantes préalablement étiolées (Rev. gén. de bot. 1902, 14, 26). Die Blätter etiolierter, später ergrünter Pflanzen scheinen nach RICÔME auf der Oberseite weniger, auf der Unterseite mehr Spaltöffnungen zu haben als die normalen Individuen; die Palisaden werden höher, aber enger als an normalen Individuen. — Untersuchungen über Größenzunahme etiolierter Organe z. B. bei PALLADIN, Ergrünen und Wachstum etiolierter Blätter (Ber. d. D. bot. Ges. 1891, 9, 229) und SCHÖNFELD, Über den Einfluß des Lichtes auf etiolierte Blätter (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1914, 12, 351; dort weitere Literaturangaben).

KÜHLHORN (a. a. O.) hat gezeigt, wie verschieden sich verschiedene Pflanzen hinsichtlich des Ergrünsens ihrer blassen, bei Lichtabschluß entwickelten Blätter verhalten, und hat Beobachtungen darüber mitgeteilt, inwieweit das durch Verdunkelung aufgehaltene Flächenwachstum der Spreiten nach der Verbringung ans Licht noch aufgenommen und fortgeführt werden kann. Erneute Untersuchung über das Verhalten der Gewebe etiolierter Pflanzen nach Belichtung wäre sehr erwünscht.

Viele Thallophyten zeigen bei der Entwicklung im Dunkeln Erscheinungen, die mit den für höhere Pflanzen beschriebenen Symptomen der Organstreckung und Zellenstreckung trotz allen Unterschieden im histologischen Bau der Gewächse weitgehende Übereinstimmung aufweisen.

Meeresalgen, die im Dunkeln oder bei unzureichendem Lichtgenuß kultiviert werden, können starkes Streckungswachstum erfahren. TOBLER¹⁾ beobachtete dergleichen an *Antithamnion cruciatum*, *A. plumula*, *Callithamnion thuyoides* u. a. Neuerdings hat PANTANELLI auf die in künstlichen Kulturen auftretenden Mißformen hingewiesen, sowie auf die Bedeutung, die die chemische Zusammensetzung des Kulturmediums für die Wuchsformen der Algen hat; nach ihm²⁾ veranlaßt reiche Versorgung mit Mg, N, Br, J, Li oder Fe eine anomale Verlängerung der Organe. TOBLER (a. a. O.) sah noch verschiedenartige andere Reaktionen bei Dunkelkulturen eintreten: Zerfall vielzelliger Algen in die einzelnen Zellen, Teilung gestreckter Zellen in isodiametrische Stücke (*Dasya elegans*³⁾), abnorm verlaufende Zellenteilungen u. a. m., die mit den uns hier beschäftigenden Etiollementsphänomenen nichts mehr zu tun haben.

Von den Pilzen wissen wir, daß im Dunkeln manche Anteile der Fruchtkörper und die Fruchthyphen abnorme Streckung erfahren können; die Stiele der *Coprinus*-Hüte werden auffällig lang, während ihre Hüte selbst klein bleiben oder überhaupt nicht mehr zur Entwicklung kommen⁴⁾. *Pilobolus* „etioliert“, indem er seine Fruchthyphen abnorm verlängert, *Sphaeria velata* läßt ihren Perithezienhals erheblich länger werden als unter normalen Umständen und ähnliches mehr. Eine Fülle von Mitteilungen liegt bereits über die in Schächten, Kellern usw. „etiolierten“ Fruchtkörper von *Lentinus squamarius* vor⁵⁾; LINGELSHEIM beschreibt solche, deren Stiel 75 cm Länge, deren Hut 10 cm Breite maß⁶⁾.

Über den Einfluß allzu schwacher Belichtung auf Flechten vgl. z. B. BITTER⁷⁾.

1) TOBLER, Über Eigenwachstum der Zellen und Pflanzenform (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 527, 542 ff.).

2) PANTANELLI, Infl. delle condizioni di vita sullo sviluppo di alcune alghe marine (Arch. sc. biol. 1923, **4**, 21).

3) TOBLER, Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomeleace (Ber. d. D. bot. Ges. 1902, **20**, 351). TOBLER, a. a. O. 1904, 552.

4) Vgl. z. B. LAKON, Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung bei *Coprinus*. (Ann. mycol. 1907, **5**, 155).

5) BRAUN, A., Sitzungsber. Ges. Naturfreunde 1873; vgl. Botan. Zeitg. 1874, **32**, 326. (Hinweise auf ALDROVANDI, Dendrologia, 1667: „*Fungus gallipes*, *F. anguineus*“ und HOLMSKIÖLD, Beata ruris otia fungis Danicis impensa, 1790.) REINKE, Üb. Deformation d. Pfl. durch äußere Einflüsse. (Botan. Zeitg. Abt. I, 1904, **62**, 81/84.

6) LINGELSHEIM, A., Abnorme Fruchtkörper von *Lentinus squamosus* (SCHAEFF.) SCHIOT. (*Agaricus lepidus* Fr.) (Beih. z. botan. Zentralbl. Abt. II, 1917, **34**, 205).

7) BITTER, Über die Variabilität einiger Laubflechten u. über den Einfluß äußerer Bedingungen auf ihr Wachstum (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, **36**, 421, 466).

Daß viele Moose in Dunkelkultur zu übermäßig gestreckten Gestalten heranwachsen können, ist schon oft beobachtet worden. Über submerse Kulturen vgl. DAWY DE VIRVILLE¹⁾.

Die Vorkeime von *Preissia commutata* lassen im Halbdunkel ihre Scheitelzellen zu langen Schlauchzellen auswachsen²⁾. Über die weitgehende Hemmung, welche die Differenzierung des Lebermoosthalls (*Lunularia*) bei etiolierenden Exemplaren erfahren kann, berichtet Fig. 192.

„Etiolierte“, d. h. abnorm gestreckte, aber normal ergrünte Farn-Prothalliumfäden sah H. FISCHER³⁾ bei Abschluß des Lichtes sich entwickeln.

Eingehende Untersuchungen über das Verhalten der Farnprothallien im roten Licht hat KLEBS⁴⁾ angestellt. Sporen von *Pteris longifolia* lassen bei rotem Licht Schlauchzellen von einer Länge bis zu 3 mm entstehen, Randzellen des Prothalliums können sich um das 116fache ihrer normalen Länge (0,03 mm) strecken. Bringt man Farnprothallien aus weißem oder blauem Licht in rotes, so erfolgt bei sehr vielen Arten das Auswachsen der Randzellen zu langgestreckten Fäden.

Den Habitus des bei Luftmangel kultivierten *Equisetum hiemale* beschreibt MAILLEFER⁵⁾.

Über Etiollementserscheinungen der (im Dunkeln grünenden) Koniferenkeimlinge vgl. z. B. COUPIN⁶⁾.

Dem Etiollement der Blütenorgane ist bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden — abgesehen von dem im Dunkeln häufigen Verblässen der Korollen und dem Verkümmern einzelner Kategorien von Blütenorganen überhaupt. GÜNTHART beobachtete bei *Cheiranthus Cheiri* abnormes Längenwachstum des Gynaeceum⁷⁾. Anatomische Untersuchungen liegen nicht vor.

1) DAWY DE VIRVILLE, Modif. de la forme et de la struct. d'une mousse (*Hypnum commutatum* HEDW.) maintenue en submersion dans l'eau (C. R. Acad. Sc. Paris 1921, **172**, 168). D. DE V. & DOUIN, R., S. l. modif. de la forme et de la struct. des hépat. mainten. submergées de l'eau (ibid. 1921, **172**, 1306).

2) SCHOSTAKOWITSCH, Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen (Flora 1894, **79**, 350).

3) FISCHER, H., Licht- und Dunkelkeimung bei Farnsporen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1911, Abt. I, **27**, 60).

4) KLEBS, Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien I u. II (Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. Abt. B, 1917, 3. u. 7. Abhandl.).

5) MAILLEFER, Cult. de *Equisetum hiemale* (Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. 1920, **53**) Observ. physiol. et anat. sur *Equisetum hiemale* (ibid. 1921, **54**, 139).

6) COUPIN, H., S. les plantules qui verdissent à l'obscurité (C. R. Acad. Sc. Paris 1920, **170**, 1071).

7) GÜNTHART, A., Üb. d. Entwickl. u. Entwicklungsmechanik d. Kruziferenblüte usw. (Beih. z. bot. Zentralbl. Abt. I 1917, **35**, 60, 161).

3. Hyperhydrische Gewebe.

Hyperhydrisch wollen wir alle diejenigen anomalen Zellen und Gewebe nennen, deren Entwicklung auf abnorm hohen Wassergehalt und Turgordruck der Zellen zurückzuführen ist. Sie entstehen dann, wenn die Zellen allzu reichlich Wasser aufnehmen und keine entsprechende Wasserabgabe betätigen können, vor allem dann, wenn ein abnorm hoher Dampfgehalt der umgebenden Luft die Transpiration herabsetzt, oder wenn innere d. h. in der Pflanze selbst verwirklichte Faktoren die Abgabe des Wasserdampfes oder die Guttationstätigkeit hemmen. Alle physikalischen und chemischen Mittel, welche eine Erhöhung des Turgordruckes herbeiführen, können an geeigneten Objekten auch „hyperhydrische“ Zellen- und Gewebeveränderungen veranlassen.

Entwicklungsgeschichtlich und histologisch sind die hyperhydrischen Gewebe gut gekennzeichnet. Sie kommen vor allem durch abnorm starke Vergrößerung der betroffenen Zellen zustande, die bei diesem Wachstum an plastischen Stoffen meist sehr auffällig verarmen: der Plasmabelag wird dünn, die Chloroplasten — falls solche vorhanden — schwinden oft völlig. Die Membranen der hyperhydrischen Zellen sind gewöhnlich sehr zart, die von ihnen gebildeten Gewebe daher dem Vertrocknungstod stark ausgesetzt. Die Kontaktflächen benachbarter Zellen werden bei Entstehung hyperhydrischer Gewebe mehr und mehr reduziert, die Interzellularräume abnorm groß, so daß das Gewebe durch die in ihnen festgehaltene Luft einen für viele hyperhydrische Bildungen charakteristischen schneeigen Glanz bekommt, und schließlich kann dieses in seine einzelnen Zellen zerfallen. Stehen bei der Produktion eines hyperhydrischen Gewebes besonders reichliche Mengen plastischer Stoffe zur Verfügung, so kann auf das abnorme Wachstum der Zellen auch Zellteilung folgen, die Verarmung des Plasmaleibes hinausgeschoben werden und die Chromatophoren der Zellen gelegentlich sogar eine geringe Vermehrung erfahren. In fast allen Fällen sind die hyperhydrischen Gewebe hinfällige, oft kurzlebige Gebilde.

a) Lentizellen- und Rindenwucherungen.

Stellt man Stecklinge von Weiden, Pappeln, Hollunder usw. ins Wasser oder in feuchte Luft, so bilden sich an den Lentizellen der Zweigstücke mehr oder minder umfangreiche, meist äußerst locker gebaute, weiße Gewebehäufchen (vgl. Fig. 31), die aus der Lentizellenöffnung vorzuquellen scheinen „comme une pâte pressée“, wurmartig, prismen- oder kegelförmig sich gestalten und zuweilen über 1 cm lang werden können.

Diese längst bekannten¹⁾ Wucherungen hat SCHENCK²⁾ zuerst an den submers vegetierenden Teilen von *Salix viminalis* näher untersucht: während die Luftlenticellen von einer Kappe brauner, abgestorbener Füllzellen bedeckt sind, fand SCHENCK, „daß sich aus den submersen Lenticellen ein weißes spongiöses Gewebe in Form eines dünnen, bis 2 mm

hohen Plättchens entwickelt“. Ähnliche Beobachtungen sammelte derselbe Forscher an *Eupatorium cannabinum*, *Bidens tripartitus*

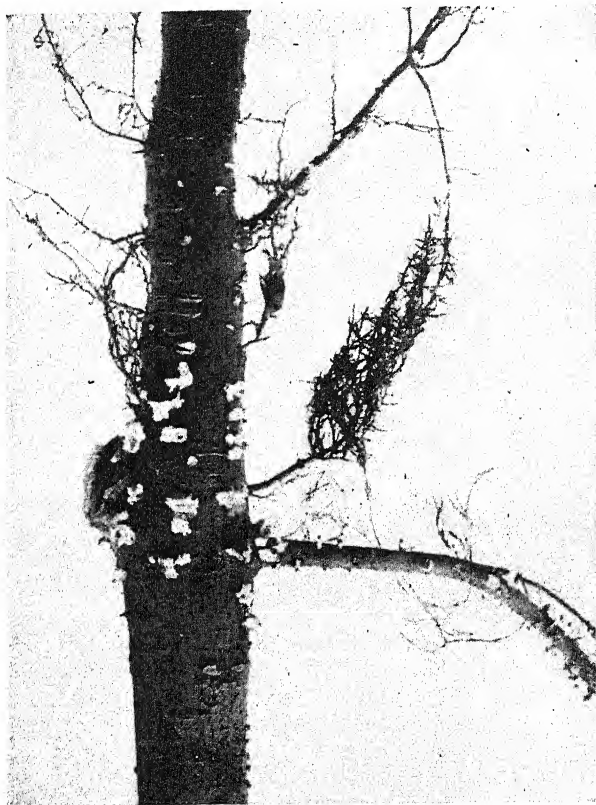


Fig. 31.

Lenticellenwucherungen. Junge Ulme im Frühjahr in Wasser gestellt. Nat. Gr. Nach v. TUBEUF.

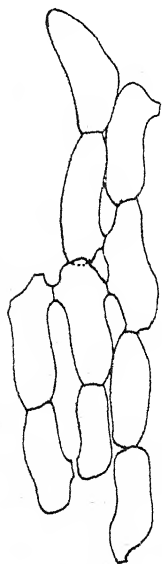


Fig. 32.

Lenticellenwucherungen. Einige Zellen aus einer Wucherung von *Prunus spinosa*. Nach DEVAUX.

und verschiedenen anderen Gewächsen; ihre Verbreitung reicht aber ganz erheblich weiter, als SCHENCK wohl meinte, wie sogleich zu zeigen sein wird.

Die anatomische Untersuchung der weißen Gewebehäufchen liefert in allen Fällen das nämliche Bild: die Wucherungen bestehen stets aus gleichartigen Elementen, aus rundlichen oder gestreckten, dünnwandigen, farblosen Zellen, die große Interzellularräume zwischen sich frei lassen, oft nach Art der Sternparenchymzellen nur mit den Spitzen kurzer Vor-

1) DE CANDOLLE, Mém. s. l. lenticelles des arbres et le dével. d. racines qui en sortent (Ann. Sc. Nat. 1826, 7); MOHL, Sind die Lenticellen als Wurzelknospen zu betrachten? (Flora 1832, 15, 65).

2) SCHENCK, H., Üb. d. Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, 20, 566).

sprünge miteinander in Berührung stehen (vgl. Fig. 32), stellenweise sogar jede feste Verbindung untereinander aufgeben und als isolierte Elemente in lockerer Schichtung den Gruppen der noch verbundenen Zellen aufgelagert sind. Die einzelnen Zellen sind stets chlorophyllfrei, haben einen spärlichen Plasmaelag und farblosen, reichlichen Zellsaft.

Was die Entwicklungsgeschichte der Lentizellenwucherungen betrifft, so spielen sich während ihrer Entstehung ganz ähnliche Vorgänge ab wie im Verlauf der normalen Lentizellenbildung. DEVAUX hat hierauf treffend hingewiesen¹⁾. Die Veränderungen, welche das Gewebematerial der Lentizellen erfährt, bestehen in mehr oder minder starkem Wachstum der Zellen vornehmlich in radialer Richtung. Die Zellen des Phelloderms strecken sich ganz ähnlich, wie sie es beim normalen Vorgang der Füllzellenproduktion tun, nur wachsen sie zu erheblich stattlicheren Dimensionen heran als bei ihr. Dieser Wachstumsvorgang macht sich zuerst an den äußersten Schichten bemerkbar und schreitet mehr und mehr nach innen vor. Spielt sich der ganze Vorgang schnell ab, so hat es nach DEVAUX mit dem abnormen Wachstum sein Bewenden; bei langsamerem Fortschreiten können die Zellen je eine oder zwei Teilungen erfahren. Stets entstehen wurstähnlich gestreckte Zellen, die an ihren Längswänden oft jede feste Verbindung untereinander aufgeben und nur noch an den Tangentialwänden miteinander verbunden bleiben. Sie bilden lose, parallel zueinander und radial orientierte Zellenreihen, die an der Oberfläche der Lentizellenwucherung in flachen Springbrunnenkurven sich vorwölben und oft in ihre einzelnen Elemente zerfallen. In anderen Fällen bleibt die Streckung in radialer Richtung aus: die Zellen bleiben kugelig.

Das Maß der hypertrophischen Vergrößerung ist nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern oft auch bei Lentizellen der nämlichen Spezies ungleich. Zuweilen ist das Wachstum der einzelnen Zellen ein sehr geringes: die Veränderungen des Lentizellengewebes bestehen dann hauptsächlich in einer Auflockerung oder in völliger Mazeration bestimmter Schichten. Inwieweit äußere Faktoren das Maß des hypertrophischen Wachstums beeinflussen, wurde noch nicht näher geprüft.

Die pathologische Umwandlung schreitet nach DEVAUX bis zu den innersten Lagen des Phelloderms vor oder erreicht sogar das hinter ihm liegende Rindengewebe. Nunmehr bildet sich eine neue meristematische Schicht — im ersten Fall aus den innersten Lagen des Phelloderms, im anderen aus der Rinde —, welche sehr wenig Phelloderm, nach außen aber zahlreiche Zellen liefert, die dieselbe Form annehmen wie die abnorm herangewachsenen Phellodermzellen.

Die Entwicklungsdauer der Lentizellenwucherungen kann sehr erheblich sein: bei Laboratoriumsversuchen kann man sie monatelang am Leben und bei dauerndem Wachstum halten.

Lentizellenwucherungen der beschriebenen Art haben im Pflanzenreich außerordentlich weite Verbreitung: lentizellentragende Wurzeln

1) Vgl. DEVAUX, Rech. s. l. lenticelles (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. VIII, 1900, 12, 139). Weitere Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lentizellenwucherungen, Korkbildung in diesen u. a. bei WISNIEWSKI, Über Induktion v. Lentizellenwucherungen bei *Ficus* (Bull. Acad. Sc. Cracovie, ser. B, 1910, 359). Ferner SCHILLING, E., Üb. hypertroph. u. hyperplast. Gewebewucherungen an Sproßachsen, verursacht durch Paraffine (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, 55, 177, 199 ff.).

und Sprosse bilden gleiche Wucherungen; die Lentizellen der Kartoffelknollen, die Lentizellen der blattbürtigen Gallen der weidenbewohnenden *Pontania salicis* usw. lassen sich leicht zur Wucherung bringen. Auch an Apfelfrüchten treten hyperhydrische Veränderungen der Lentizellen auf¹⁾. Das Alter des betreffenden lentizellentragenden Organes ist dabei gleichgültig: junge Triebe von *Populus*, *Catalpa*, *Solanum tuberosum* u. a. sah ich bei Kultur im feuchten Raume schon in nächster Nähe der wachsenden Sproßspitzen Lentizellen und Lentizellenwucherungen entwickeln.

Sowohl die Lentizellen des lockeren, als auch die des dichten Typus, dessen Füllzellen im Prinzip schon unter normalen Verhältnissen ganz ähnliche Veränderungen durchmachen, wie sie abnorm gesteigert bei den Lentizellenwucherungen sich wiederholen, sind zur Bildung der beschriebenen Wucherungen befähigt.

Über die Arten, bei welchen bisher Lentizellenwucherungen beobachtet worden sind, geben namentlich die Arbeiten von v. TUBEUF, DEVAUX und SCHILLING (a. a. O.) Aufschluß.

Neben zahlreichen positiv reagierenden Arten nennt DEVAUX auch einige, deren Sprosse und Wurzeln keine Wucherungen bilden:

die Hypertrophien blieben aus an den Sprossen von

Araucaria Cunninghamii,
Abies balsamea,
A. cephalonica,
A. excelsa,
Buxus sempervirens,
Cedrus libani,
Crataegus oxyacantha,
Corylus avellana,

Cupressus fastigiata,
Larix europaea,
Myrica gale,
*Pinus silvestris*²⁾,
P. maritima,
P. pinea,
Rhus cotinus,
Rh. glabra

und an den Wurzeln von

Aesculus hippocastanum,
Castanea vulgaris,
Cupressus fastigiata,
Evonymus europaea,

Juglans regia,
Sorothamnus scoparius,
Tilia silvestris.

Wie DEVAUX allerdings bereits andeutet, werden seine Berichte über negative Resultate im einzelnen vielleicht noch einer Korrektur bedürfen.

Für die Gymnospermen ist nachzutragen, daß ZACH³⁾ die Lentizellen wuchern sah, wenn die Versuchszweige vor dem Ausschlagen der Blätter dem Baume entnommen werden; nach Entfaltung des Laubes war es nicht mehr möglich, Wucherungen hervorzurufen⁴⁾.

Ob auch die Staubgrübchen der Zyatheazeen und Marattiazeen⁵⁾ zur Bildung von analogen Wucherungen gebracht werden können, ist noch nicht untersucht worden.

Die Frage nach den Bedingungen, unter welchen die Lentizellenwucherungen sich bilden, ist bereits wiederholt behandelt worden.

1) SCHILBERSZKY, K., Hypertr. Veränd. d. Lentizellen auf Äpfeln (Bot. Közlem. 1918, **17**, 93; vgl. Botan. Zentralbl. 1919, **141**, 195).

2) Vgl. DEVAUX, a. a. O. 1900, 10. — S. auch „Nachträge“.

3) ZACH, Zur Kenntn. hyperhydr. Gew. (Österr. bot. Zeitschr. 1908, **58**, 278).

4) Hieraus erklären sich offenbar die Mißerfolge anderer Autoren (TUBEUF, a. a. O. 1898; KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 78).

5) HANNIG, Üb. d. Staubgrübchen an d. Stämmen u. Blattstielen d. Zyatheazeen u. Marattiazeen (Bot. Zeitg. 1898, **56**, 9).

Daß die Entstehung der in Rede stehenden Hypertrophien mit den Wirkungen des Wassers zusammenhängt, ist schon den ersten Beobachtern dieser Bildungen klar geworden. Eingehende experimentelle Prüfung nahmen erst v. TUBEUF, später DEVAUX vor. Ihre Resultate kann ich bestätigen und durch eigene Beobachtungen ergänzen.

Pappelzweige u. a., die in Wasser gestellt werden, bedecken sich nicht nur an dem benetzten Teile, sondern auch über dem Wasserspiegel mit Lentizellenwucherungen. v. TUBEUF hat sich bereits die Frage gestellt, ob hier ein vom Wasser ausgehender Reiz nach oben fortgeleitet wird, oder ob schon die Wirkung der feuchten Luft dieselben Wucherungen entstehen läßt, wie sie sich an den vom Wasser berührten Teilen bilden. Übereinstimmend haben v. TUBEUF und DEVAUX festgestellt, daß der die Lentizellen umspülende Wasserdampf es ist, der die Zellen zum Wachstum anregt. Berührung mit flüssigem Wasser ist somit nicht erforderlich; in der Tat genügt es bereits, Zweigstücke in einem abgeschlossenen, dampfgesättigten Raume unterzubringen, um Lentizellenwucherungen entstehen zu sehen.

Während bei Stecklingen der Weide die Lentizellen unter Wasser noch üppiger wuchern als in feuchter Luft, bei anderen Arten über und unter dem Wasserspiegel ungefähr gleich starke Wucherungen zustande kommen, gibt es eine Reihe von Gewächsen, an deren Stecklingen die Bildung der Wucherungen in feuchter Luft schneller und reichlicher vor sich geht als unter Wasser. Ja es sind sogar Fälle nicht selten, in welchen die Wucherungen unter Wasser ganz oder fast ganz ausbleiben, unter der Einwirkung des Wasserdampfes aber reichlich sich bilden; die Berührung mit flüssigem Wasser hemmt hier die Bildung der Wucherung. Sehr deutlich wird der Unterschied zwischen benetzten und unbenetzten Teilen, z. B. an Stecklingen von *Catalpa syringifolia*, die nur in feuchter Luft ihre weißen Häufchen bilden; ähnlich verhalten sich Stecklinge von *Syringa* u. a. Unter Wasser unterbleibt die Wucherung ferner an den Wurzellentizellen verschiedener *Acer*-Arten, während in feuchter Luft ihr Gewebe außerordentlich lebhaft reagiert. Zu nennen sind weiterhin die Lentizellen der Kartoffelknolle, die nach mehrwöchentlichem Aufenthalt in feuchter Luft Lentizellenwucherungen bilden, unter Wasser jedoch niemals¹⁾, u. a. m.

Die Vermutung liegt nahe, daß in den angeführten Fällen die Wucherung des Lentizellengewebes wegen mangelhafter Sauerstoffversorgung unter dem Wasserspiegel nicht eintreten kann. In dieser Annahme unterstützen mich auch Beobachtungen an Stecklingen von *Syringa*, *Evonymus* u. a., bei welchen die Lentizellen oft besonders reichlich in der Nähe der Schnittfläche wuchern — vermutlich weil hier die Versorgung mit Luft die günstigsten Bedingungen schafft. Andererseits haben WISNIEWSKI und SCHILLING gezeigt, daß nach Bestreichen der Sprosse mit luftundurchlässigen (bzw. schwach durchlässigen) Medien, wie Paraffinum liquidum, an den Zweigen von *Ficus elastica* und *F. australis*, *Clerodendron*, *Aesculus* usw. Lentizellenwucherungen entstehen²⁾.

1) Anscheinend verhalten sich verschiedene Rassen der Kartoffeln verschieden, wenigstens bemühte ich mich oft vergebens, bei Feuchtkultur der Knollen Lentizellenwucherungen zu erhalten, während in anderen Fällen — bei anscheinend gleichen äußeren Bedingungen — ihre Bildung sehr reichlich erfolgte.

2) WISNIEWSKI, a. a. O. 1910; der Autor scheint eine besondere Wirkung des Paraffins bei diesen Reaktionen nicht für ausgeschlossen zu halten; gleichwohl darf an-

Einen wichtigen Fortschritt in der Erkenntnis der Bedingungen, unter welchen die Lentizellen wuchern, bedeutet die Entdeckung, daß auch Verunreinigungen der die Versuchsobjekte umgebenden Atmosphäre hyperhydrische Lentizellenwucherungen entstehen lassen. O. RICHTER erzeugte an Kartoffelknollen hyperhydrische Wucherungen durch Behandlung mit Äther, Chloroform, Kampfer usw.¹⁾ MOLISCH machte auf den Einfluß von Tabakrauch auf die Lentizellen von *Boehmeria*, *Goldfussia*, *Salix* und *Sambucus* aufmerksam²⁾: die Erhöhung des Turgordruckes, den die Tabakrauchbehandlung bewirkt, ruft namentlich an *Salix rubra* erstaunlich reichliche Wucherungen binnen drei Tagen hervor.

Guttation beobachtete MOLISCH an den nach Tabakrauchbehandlung entstandenen Wucherungen.

* * *

Beobachtet man längere Zeit hindurch das Verhalten von Stecklingen verschiedener Art im dampfgesättigten Raume, so stellt sich heraus, daß die Bildung der beschriebenen Lentizellenwucherungen nur die erste der Umwandlungen darstellt, welche ihre Gewebe unter dem Einfluß der feuchten Luft erfahren. Die Bildung der Lentizellenwucherung kann nicht nur, wie wir bereits vorhin hörten, in radialer Richtung über die Grenzen des eigentlichen Lentizellengewebes hinausgehen und in die Rinde sich fortsetzen, sondern auch in der Richtung parallel zur Oberfläche des Stengels ins Rindengewebe übergreifen. Bei manchen Arten erweitern sich die Lentizellen zu längs verlaufenden Rißwunden, die das Rindengewebe des Stecklings stellenweise bloßlegen, und die sich zu Spalten von mehreren Zentimetern Länge und bis zu 1 cm Breite vergrößern können. Gleichzeitig schwillt dabei die Rinde mächtig auf. Alle diese Symptome kommen durch dieselben Veränderungen der beteiligten Zellen zustande wie die Lentizellenwucherungen. Wir wollen im folgenden bei Schilderung dieser Wachstumserscheinungen kurz von Rindenwucherung sprechen.

Diejenige Pflanze, bei der ich experimentell die weitaus umfanglichsten Rindenwucherungen erzielen konnte, ist *Ribes aureum*. Da diese Spezies als Unterlage für hochstämmige Stachel- und Johannisbeeren

genommen werden, daß auch bei seinen Versuchen das wesentliche Moment in der Herabsetzung der Transpiration liegt, die durch das Bestreichen mit Paraffin herbeigeführt wurde. WISNIEWSKI erhielt in feuchter Luft (ohne Paraffinbehandlung) keine Wucherungen; man vergleiche indessen DEVAUX (s. o.). An *Myriocarpa* erhielt TAUB (Beitr. z. Wasserausscheid. u. Intumescenzbildung bei Urtikazeen; Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl. 1910, **119**, Abt. I, 667, 685) Lentizellenwucherungen durch Bestreichen der Stengel mit Maschinenöl. Eingehende Behandlung hat die Frage nach der Wirkung des Paraffinstrichs bei SCHILLING (a. a. O. 1919) gefunden, der ebenfalls annimmt, daß bei Entstehung hyperhydrischer Gewebe unter der Paraffindecke die Behinderung der Transpiration die maßgebende Rolle spielt.

1) RICHTER, O., Üb. Turgorsteigerung in d. Atmosphäre v. Narkotika (Lotos 1908, **56**, H. 3).

2) MOLISCH, K., Üb. d. Einfl. d. Tabakrauches auf d. Pfl. II (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl. 1911, **120**, Abt. I, 813, 817). MOLISCH, Pflanzenphysiol. als Theorie d. Gärtnerei, 4. Aufl., 1921, 196. Ähnliches beobachtete WOLFFENDEN, L. M. & PRIESTLEY, J. H., The toxic action of coal gas upon plants II: The effect of coal gas upon cork and lenticel formation (Ann. appl. biol. 1924, **11**, 42). — Nach den Untersuchungen von KNIGHT, J. & CROCKER, W., Toxicity of smoke (Bot. Gaz. 1913, **55**, 337) sind vermutlich die im Tabakrauch enthaltenen geringen Mengen von Azetylen und Äthylen das Wirksame.

Verwendung findet, und da ferner bei ihr auch ohne gewaltsame experimentelle Eingriffe in der freien Natur die geschilderten Wucherungen sich beobachten lassen, haben dieser Rindenkrankheit, die SORAUER als „Wassersucht“ (oder Ödem) bezeichnet, die Praktiker schon wiederholt ihre Aufmerksamkeit geschenkt. Sie entstehen nach der üblichen Frühjahrsveredelung unmittelbar unter der Veredelungsstelle oder weiter unten in der Nähe der Augen oder der aus ihnen hervorgegangenen Seitentriebe¹⁾. Ebenso wie in den Kulturen des Praktikers entstehen die Wucherungen auch bei dem beschriebenen Stecklingsversuch vorzugsweise an zwei- oder mehrjährigem Holze. An einjährigen Sproßstücken habe ich bei meinen Versuchen immer nur wenig ausgedehnte Wucherungen und auch diese sehr viel seltener beobachtet als die sehr umfangreichen, die älteres Holz zu bilden imstande ist.

Wie aus Fig. 33a ersichtlich, bilden sich an den erkrankten Zweigen beulige Auftreibungen, die anfangs noch von der Korkhülle bedeckt sind, später aber in klaffenden Rissen ihr Inneres bloßlegen. Es entstehen Wunden von wachsender Länge und Breite, bis schließlich das geschwollene Rindengewebe abstirbt und zusammensinkt. Ringsherum an seinem ganzen Umfang kann sich der erkrankte Zweig auf diese Weise an manchen Stellen seiner äußeren Gewebelagen entledigen.

Fig. 33b stellt einen Querschnitt durch eine beulige, noch von Kork bedeckte Rindenwucherung dar. Die parenchymatischen Zellen der Rinde sind durch ergiebiges Wachstum in radialer Richtung zu langen schlauchförmigen Zellen von verschiedener Form und Größe herangewachsen, ihre Länge erreicht hier und da das 10- und 12fache der Breite. Auch wenn sich zwischen die radial orientierten Schläuche tangential gestreckte Elemente eingestreut finden, so handelt es sich doch auch bei ihnen um Zellen, die sich in radialer Richtung gestreckt haben, aber durch die Raumverhältnisse in andere Lage gebracht worden sind. Auch die Zellen der Rindenmarkstrahlen nehmen an dem hypertrophischen Wachstum teil. Wichtig ist, daß die Zellen der älteren Jahrgänge ebenso wie die der innersten jüngsten Rindenschichten zu demselben abnormen Wachstum befähigt sind.

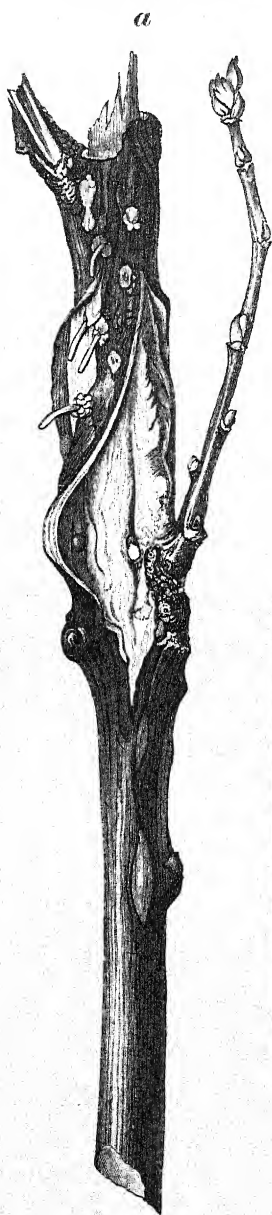
Untersucht man jugendliche Rindenbeulen auf Querschnitten, so zeigt sich, daß das Rindengewebe durch lange, tangentialen Spalten sich zerklüftet; diese folgen im allgemeinen den Bändern, welche die Kristallkammerfasern in der *Ribes*-Rinde bilden.

Alle hypertrophierten Elemente sind völlig oder nahezu farblos geworden; das Chlorophyll ist verschwunden, der feste Zusammenhang zwischen den Rindenzellen verloren gegangen; überall werden diese durch große Interzellularräume voneinander getrennt, deren Luftgehalt dem bloßgelegten Rindengewebe seinen schneeigen Glanz gibt; stellenweise zerfällt das Gewebe völlig in seine einzelnen Elemente. Die Membran der Zellen ist äußerst zart, der Inhalt besteht aus einem spärlichen Plasmaelag und einem großen farblosen Zellsafrum. Die Rindenwucherungen bestehen somit aus einem Gewebe, das in allen wesentlichen Punkten mit dem der wuchernden Lentizellen übereinstimmt.

Zwischen den stark vergrößerten Parenchymzellen voll entwickelter Rindenwucherungen liegen Gruppen prosenchymatischer Elemente und Kristallkammerfasern, die an der Vergrößerung nicht teilnehmen.

1) Vgl. bes. SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh. 3. Aufl., 1909, I, 335 ff.

Je nach dem Grade der Erkrankung sind die makroskopisch wahrnehmbaren Symptome wie der histologische Befund verschieden. Bei sehr



stark aufgetriebenen Rinden sah ich auch die jugendlichen Peridermzellen in gleicher Weise wie die des Rindenparenchyms sich strecken und zu radial orientierten Schläuchen auswachsen, die Zellen des Korkmeristems scheinen bei *Ribes aureum* unverändert zu bleiben. Dem Wachstum der Zellen folgt auch hier Zerfall des Gewebes in seine einzelnen Elemente. Zuweilen kombiniert sich bei *Ribes* die hypertrophische Schwellung der Rinde mit abnormem Holzzuwachs, dessen Zellen kurz und parenchymatisch sind und ebenfalls in radialer Richtung gestreckt sein können.

Ähnliche Wucherungen wie an den Stecklingen von *Ribes* entstehen ferner beispielsweise an der Kartoffelknolle. Zuerst bilden sich beim Aufenthalt

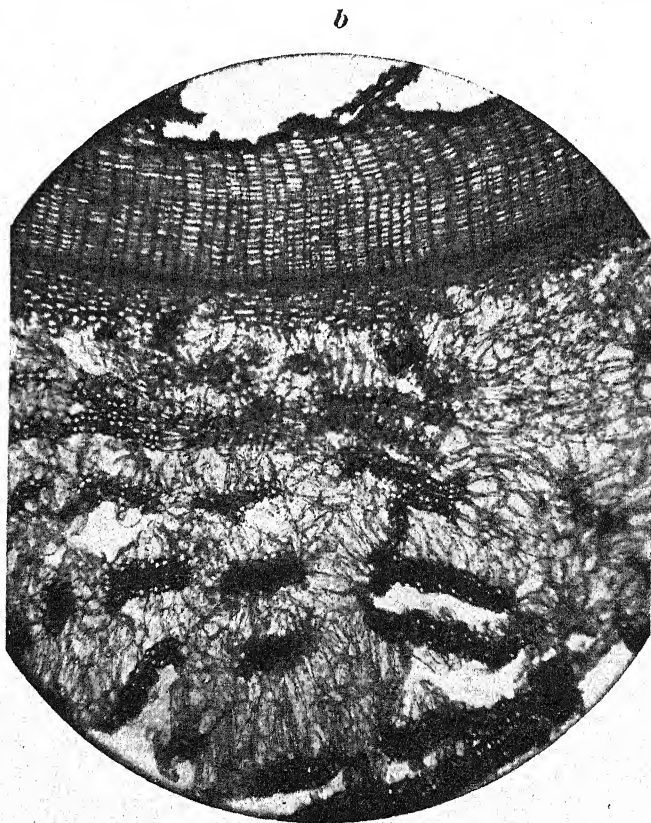


Fig. 33.

Rindenwucherungen eines mehrjährigen Zweigstückes von *Ribes aureum*. Nat. Gr. *a* Habitusbild. *b* Querschnitt durch die Rinde eines beulig aufgetriebenen Zweiges, oben Kork, darunter das aus stark vergrößerten Parenchymzellen und aus Gruppen unveränderter Anteile bestehende Rindengewebe¹⁾.

1) Nach einem Präparat des Herrn G. YAMADA.

im feuchten Raume die schon erwähnten Lentizellenwucherungen, dann aber hypertrophieren auch die Zellen in der Nachbarschaft der Lentizellen. Die Korkdecke springt in radialen Rissen auf, wird ein wenig abgehoben, und es entstehen rundliche Wunden mit bis $1\frac{1}{2}$ cm großem Durchmesser, in welchen großzelliges, kristallinisch glänzendes Rindengewebe sichtbar wird. Allmählich vereinigen sich die von benachbarten Lentizellen ausgehenden Wucherungsfelder, so daß schließlich hier und da sich kleine Schalenstückchen von der Kartoffelknolle spontan ablösen. Die hypertrophierten Zellen gleichen im wesentlichen den beschriebenen der *Ribes*-Stecklinge. Der normale Stärkegehalt der Kartoffelknollenzellen ist anscheinend bei dem starken Wachstum verbraucht worden; jedenfalls enthalten die hypertrophierten Zellen gar keine Stärke mehr oder nur noch geringe Reste.

Bei *Sambucus nigra* geht die Sprengung der Rinde von den Lentizellen aus; auch hier nehmen die jugendlichen Korkzellen an dem hypertrophischen Wachstum teil, doch sah ich bisher nicht so lange Schläuche aus ihnen werden wie bei *Ribes*. Auch Stecklinge von *Ginkgo biloba* erzeugen Rindenwucherungen; die Sprosse von *Rosa* sowie das Hypokotyl von *Phaseolus vulgaris*¹⁾, die Sprosse von *Vitis*²⁾, *Pirus malus* und *P. communis*³⁾ und zweifellos noch sehr vieler anderer Gewächse erzeugen Rindenwucherungen, wenn sie der Einwirkung hinreichend feuchter Luft ausgesetzt werden. Daß auch bei Nadelhölzern Rindenwucherungen auftreten können, zeigen SPERLICHs Mitteilungen über *Pinus longifolia* und *P. canariensis*⁴⁾: unter den Rindenwucherungen kommt es zu einer vorzeitigen Borkenbildung.

Auch bei Pflanzen, die spontan an besonders wasserreichen Standorten gefunden werden, begegnen uns an den submersen Achsenstücken die nämlichen Rindenwucherungen in Gestalt der von LEWAKOFFSKI und SCHENCK⁵⁾ beschriebenen schwammigen Gewebsmäntel (*Lythrum salicaria*, *Epilobium hirsutum*, *Lycopus europaeus* u. a.), deren Entwicklung SCHENCK näher verfolgt hat. An den geschwollenen Triebstücken sind die Rindenzellen abnorm vergrößert und überdies die Produkte des Korkmeristems zu langen, in radialer Richtung gestreckten Schläuchen ausgewachsen, die ebenso wie die Rindenzellen große Interzellularräume zwischen sich frei lassen; im wesentlichen wird also bei den genannten Pflanzen durch die Berührung mit Wasser eine ähnliche Gewebsbildung veranlaßt wie bei

1) Leider macht SORAUER keine näheren anatomischen Angaben. Vielleicht sind die von ihm beobachteten Veränderungen identisch mit den von PERSEKE (Formveränderungen der Wurzel in Wasser und Erde, Dissertation, Leipzig 1877) beschriebenen.

2) MOLZ, Unters. üb. d. Chlorose d. Reben (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1908, 20, 80).

3) Vgl. d. Jahresber. d. Schles. Zentralvereins f. Gärtner u. Gartenfreunde, Breslau 1881; ferner ATKINSON, Oedema on apple trees, Rep. Agr. Exp. Stat. Ithaca, N. Y. 1893, 305, sowie SORAUERS Angaben über Streckung der Rindenzellen (Über Frostschorf an Äpfel- und Birnstämmen. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1891, 1, 137). — Eine weitere Mitteilung SORAUERS (Nachweis der Verweichlichung der Zweige unserer Obstbäume durch die Kultur. Ibid. 1892, 2, 142) läßt vermuten, daß die Rindenzellen am sog. Fruchtholz des Birnbauks empfindlicher sind und im Experiment leichter zur Bildung hyperhydrischer Wucherungen zu bringen sein werden als die Rinde anderer Äste derselben Spezies. Vgl. auch SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh., 3. Aufl. 1909, 1, 338).

4) SPERLICH, Mit starkem Langtriebausschlag verbundenes Ödem am Hauptstamme jugendl. Topfpflanzen von *Pinus longifolia* ROXB. u. *canariensis* CH. SMITH usw. (Ber. d. D. bot. Ges. 1915, 33, 416).

5) LEWAKOFFSKI, Üb. d. Einfl. des Mediums auf die Form der Pfl. (vgl. Bot. Jahresber. 1871, 1, 594); SCHENCK, a. a. O. 1889.

unseren *Ribes*-Stecklingen in feuchter Luft. Das lockere, vom Korkmeristem gelieferte Gewebe nennt SCHENCK Aërenchym: „das Phellogen obiger Sumpfgewächse besitzt zweierlei Anlagen, und je nach der Beschaffenheit des Mediums wird die eine oder die andere zur Entwicklung gebracht.“

Eine nähere Untersuchung der verschiedenen Rindenwucherungen wird gewiß noch mit manchen beachtenswerten histologischen Details bekannt machen, obschon im wesentlichen sich immer die nämlichen Symptome wiederholen: Streckung der parenchymatischen Elemente der Rinde, vorzugsweise in der Richtung des Radius, zu dünnwandigen Schläuchen bei gleichzeitigem Schwund der Inhaltskörper (Stärke, Chlorophyll)¹⁾. Namentlich die Methode SCHILLINGS (s. o. p. 53) hat sich zur

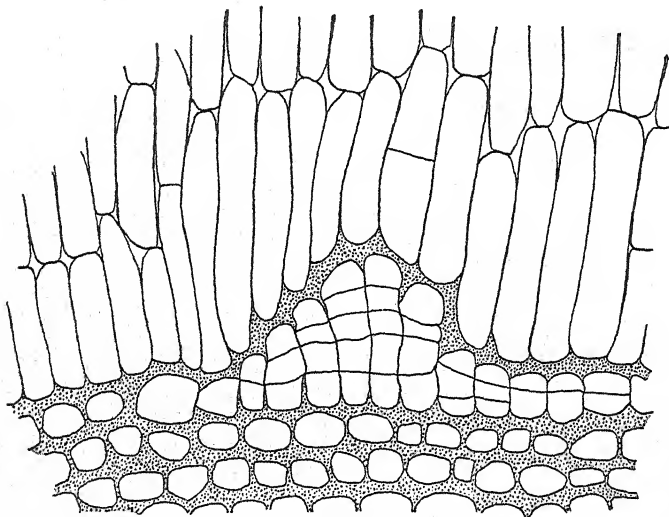


Fig. 34.

Beteiligung des Kollenchyms an der Bildung hyperhydrischer Gewebe:
Zweig von *Clerodendron Bungei* nach Vaselinebehandlung. Nach SCHILLING.

Erzeugung hyperhydrischer Rindenwucherungen und zum Studium mannigfaltiger Gewebeveränderungen geeignet erwiesen. Ob freilich alle von SCHILLING beschriebenen Gewebeanomalien als hyperhydrische zu bezeichnen sind, und ob nicht manche von jenen mehr auf die Wirkungen von Verwundung und Nekrose als auf Steigerung der Wasserfülle des Gewebes zurückzuführen sind, mag dahingestellt bleiben. Im allgemeinen sind die von SCHILLING beschriebenen Befunde durch die starke Beteiligung des Zellteilungsvorganges gekennzeichnet. Wie das Kollenchym von *Clerodendron Bungei* hierbei sich verhält, zeigt Fig. 34; durch starke

1) Vielleicht werden sich auch noch Pflanzen finden, bei welchen die Zellen der Rinde unter dem Einfluß des Wassers oder der feuchten Luft nicht nur zum Wachstum, sondern auch zur Teilung angeregt werden, wie die Zellen mancher Lentizellen (s. o.) — bestimmte Ernährungsverhältnisse der Versuchspflanze vorausgesetzt. Reichliche Teilungen der Rindenparenchym- und Kollenchymzellen beobachtete SCHENCK (a. a. O. 1889, 568) an den submersen Teilen des Stengels von *Artemisia vulgaris*. Vgl. SCHILLING, a. a. O. 1915. — Daß auch bei anderen Formen hyperhydrischer Gewebe auf abnormes Zellenwachstum oftmals Teilungen folgen, wird namentlich noch im folgenden Abschnitt hervorzuheben sein.

radiale Streckung der Zellen werden die tangentialen Zelluloseleisten des Gewebes nach außen verschoben und oft ganz unregelmäßig verlagert; die Zellulosebalken nehmen dabei braune Farbe an, verlieren ihre Zellulosereaktion und ihr charakteristisches Lichtbrechungsvermögen und werden hier und da ganz resorbiert. Weiterhin finden sich bei SCHILLING viele Angaben über die Beteiligung des Phelloderms und Phellogens, über die Verbreiterung des Kambiumringes, der bei *Clerodendron* von 3—5 auf 13—22 Zellen wächst, und das dünnwandige, unverholzte Holz, das der abnorm veränderte Kambiumring nach innen produziert¹⁾.

Wahrscheinlich gehören in diesen Zusammenhang die Symptome der namentlich von SORAUER studierten Lohekrankheit²⁾, welche die Zweige und besonders die Wurzeln von *Pirus malus* und *Prunus cerasus* befällt und durch abnormen Wasserreichtum der Gewebe bedingt wird. An den kranken Organen werden Auftreibungen sichtbar, an welchen nach dem Eintrocknen ein lohefarbenes, rotgelbes oder braunes Pulver erscheint. Die anatomischen Veränderungen gleichen den vorhin geschilderten: radiale Streckung der Rindenzellen, Lockerung des Gewebes und schließlich Isolierung der einzelnen Zellen. Die Elemente des Xylems können in derselben Weise alteriert erscheinen, wie es für *Ribes* zu schildern war. Durch Korkbildung werden die erkrankten Teile der Rinde isoliert und zu Borke verwandelt. Mit Bezugnahme auf die Kirsche nennt SORAUER³⁾ die Lohekrankheit eine abnorme Steigerung des normalen Lentizellenbildungsvorganges; es entstehen so zahlreiche und ausgebreitete Füllkorkpolster dicht nebeneinander, daß diese miteinander verschmelzen, die Epidermis in zusammenhängenden, größeren Fetzen abstoßen und als gleichmäßige, einen großen Teil des Zweigumfanges bekleidende sammetige Fläche zutage treten. Die äußeren Lagen der Füllkorkpolster sind so locker, daß die peripherischen Zellen bei trockener Luft durch geringe Stöße aus ihrem Verband sich lösen. Bis zwanzig Schichten solcher „Füllzellen“ wurden von SORAUER bei *Prunus cerasus* beobachtet.

Ähnliche pathologische Veränderungen treten zweifellos auch an den Wurzeln mancher anderer Pflanzen auf, wenn auch vielleicht unter anderen Bedingungen als an den oberirdischen Teilen der Pflanze, die bei normalen Entwicklungsbedingungen dem nassen Element nicht so stark ausgesetzt zu sein pflegen wie die Wurzeln.

Ich rechne hierher die von FRANK an *Vicia faba* nach Kultur in allzu wasserreichem Boden beobachteten Wurzelwucherungen⁴⁾. Im übrigen sind wir über Wucherungen der Wurzelrinde bisher erst sehr unvollkommen unterrichtet. —

Die Frage nach den äußeren Faktoren, unter deren Einwirkung Rindenwucherungen entstehen, hat SORAUER schon behandelt und auf experimentellem Wege beantwortet⁵⁾. Die Causa morbi ist, wie aus dem Gesagten bereits hervorgeht, Wasserüberschuß.

Bei meinen Versuchen mit *Ribes aureum* verfuhr ich in der Weise, daß Stecklinge von mehrjährigen Trieben in ein Gläschen mit Wasser gestellt und samt diesem in feuchte Luft gebracht wurden. Schon vor

1) SCHILLING, a. a. O. 1915, 201, 210.

2) SORAUER, a. a. O. 1909, 210.

3) SORAUER, a. a. O. 1909, 217, 218.

4) FRANK, Krankh. d. Pfl., 2. Aufl. 1895, 1, 259.

5) SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh., 3. Aufl. 1909, 1, 335.

Ablauf von 14 Tagen entstehen an den über Wasser befindlichen Teilen diese beschriebenen Schwellungen und die ersten Risse, nach etwa 4 Wochen sind umfangreiche Wucherungen und klaffende Wunden sichtbar. Unter Wasser natürlich bleibt das Rindengewebe im wesentlichen normal. Ähnlich wie *Ribes*-Stecklinge verhielten sich Kartoffelknollen: auch bei ihnen entstanden die Rindenwucherungen nur in feuchter Luft, nicht unter Wasser. Bei *Sambucus* und *Ginkgo* beobachtete ich auch an dem benetzten Teil oft energische Schwellungen. Die Beobachtungen an Kartoffelknollen beweisen zugleich, daß auch unverletzte Organe Rindenwucherungen bilden können. Da nichts davon bekannt ist, daß Kartoffelknollen im feuchten Boden Rindenwucherungen bilden, da ferner an den im Wasser liegenden Knollen die Wucherungen ausbleiben, und die submersen Teile von *Ribes*-Stecklingen ihre normale Rindenstruktur beibehalten, läßt sich wenigstens für diese Objekte annehmen, daß reichliche Luftzufuhr zu den Bedingungen der Rindenwucherung gehört.

Wie für die Bildung der Lentizellenwucherungen, hat auch für das Zustandekommen der Rindenwucherung das Alter der Gewebe anscheinend keine prinzipielle Bedeutung.

Daß Rindenwucherungen, die den beschriebenen ähnlich sind, auch unabhängig von Transpirationshemmung und Wasserzufuhr produziert werden können, ist nicht zu bezweifeln. KLEBAHN hat Bildungen solcher Art bei *Syringa* gefunden, bei der die Rindenwucherungen in der Nähe pilzinfiltrierter Stellen sich zeigen¹⁾. Nach den Ergebnissen, die für Lentizellenwucherungen gewonnen worden sind (p. 54), ist kaum zu bezweifeln, daß auch die ihnen so ähnlichen Rindenwucherungen durch Behandlung mit anästhetischen Mitteln, Tabakrauch u. ähnl. an *Ribes* oder anderen Objekten hervorzurufen sein werden.

b) Intumeszenzen.

Wenn die Zellwucherungen, die bei *Ribes* u. a. zu einer totalen Veränderung umfänglicher Gewebeflächen führten, nur an eng begrenzten Stellen auftreten, so entstehen kleine Pusteln (Fig. 35), die wir mit SORAUER als Intumeszenzen bezeichnen wollen. Die Wachstumsvorgänge, durch welche sie zustande kommen, sind im wesentlichen dieselben wie bei den oben erörterten Rindenwucherungen; die Beschaffenheit der einzelnen Zellen der Intumeszenzen gleicht im allgemeinen der bei den Rindenwucherungen gefundenen, doch werden wir bei den auf besonders nährstoffreichen Geweben (Perikarpen) sich bildenden Intumeszenzen auch ungewöhnlich plasma- und eiweißreiche Zellen finden. Über das Auftreten zahlreicher Eiweißkristalloide in Intumeszenzen wie in etiolierten Trieben (s. o. p. 42) der Kartoffel hat HUBER²⁾ Beobachtungen angestellt; anthozyanreiche Intumeszenzen scheinen selten zu sein (s. u.). —

Abgesehen von dem übereinstimmenden histologischen Bau gleichen die Intumeszenzen den Rindenwucherungen auch darin, daß ihre Entstehung die Einwirkung derselben äußeren Faktoren voraussetzt, — nur die Größenverhältnisse und der Habitus der Wucherungen machen sie

1) KLEBAHN, Krankheiten des Flieders 1909, 20; Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie 1912, 16.

2) HUBER, Üb. d. massenhafte Auftreten v. Eiweißkristalloiden in Kartoffelblättern (Österr. bot. Zeitschr. 1914, 64, 273).

von jenen verschieden; ferner bevorzugen diejenigen Bildungen, die wir als Intumeszenzen bezeichnen wollen, die primären Gewebe, die Rinde jugendlicher Zweige, das Gewebe der Blätter, Blüten und Früchte.

Sehr ausführlich hat SORAUER¹⁾ in zahlreichen Arbeiten die Intumeszenzen behandelt. An Vertretern der verschiedensten Familien — Dikotyledonen, Monokotyledonen, Gymnospermen und Gefäßkryptogamen (*Cyathea*) — sind Intumeszenzen beobachtet worden.

Intumeszenzen sind bekannt für die Zweige von *Eucalyptus rostrata*, *Acacia pendula*, *Lavatera trimestris*, *Malope grandiflora*, *Aphelandra Portea*—

1) SORAUER, I. Handb. der Pflanzenkh., 2. Aufl. 1886, 1, 222; 3. Aufl. 1909, 1, 435 ff. II. Über Gelbfleckigkeit (Forsch. Geb. Agrikulturphysik 1886, 9, 387). III. Weitere Beob. üb. Gelbfleckigkeit 1890 (Ibid. 13, 90). IV. Über d. Knotensucht d. Gummibaumes (Prakt. Ratg. f. Obst- u. Gartenbau 1890, Nr. 4). V. Mitteil. aus d. Gebiet der Phytopathologie II: Die symptomatische Bedeutung der Intumeszenzen (Bot. Ztg. 1890, 48, 241). VI. Intumeszenz bei *Solanum floribundum* (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1897, 7, 122). VII. Intumeszenz an Blättern (der Nelken) (Ibid. 1898, 8, 291, 294). VIII. Über Intumeszenzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1899, 17, 456). IX. Intum. an Blüten (Ibid. 1900, 19, 115). X. Erkrankung der *Phalaenopsis amabilis* (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1904, 14, 263). XI. Erkrankung von *Cereus nycticatus* LK. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1906, 16, 5, „innere“ Intumeszenzen). XII. Intumeszenz u. Aurigo bei Araliaceen (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1911, 21, 336). XIII. D. Schleimkrankheit v. *Cyathea medullaris* (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, 30, 42).

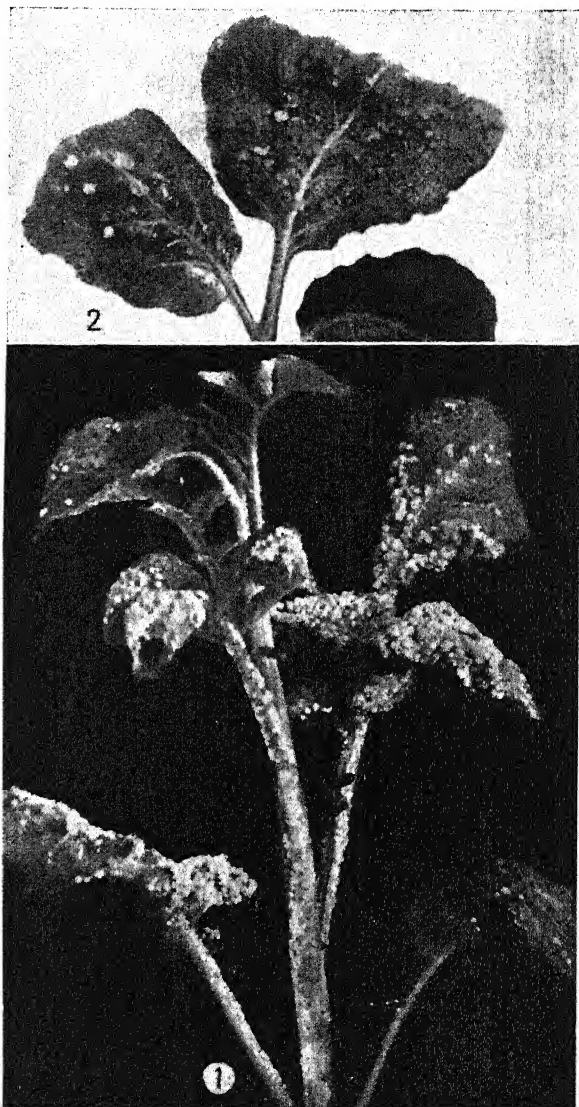


Fig. 35.
Intumeszenzen. Sproß von *Solanum tuberosum*.
Nach DOUGLAS.

na u. a. Hier und da, besonders auf der Sonnenseite der Zweige, strecken sich die Rindenzellen stark in radialer Richtung, durchbrechen schließlich die Epidermis und quellen als lockeres Gewebehäufchen hervor. Beteiligt sind an der Wucherung die Zellen der primären Rinde, nur in Fällen besonders schwerer Erkrankung schwellen im Phloëm auch die Zellen der Markstrahlen an, so daß sich dann die Bildung der Intumeszenzen mit Vorgängen der oben beschriebenen Art kombiniert.

Weiter verbreitet sind sie auf Blättern. Hier und da entstehen auf der Oberseite oder Unterseite der Spreiten kleine Höcker, grünliche oder weißliche Pusteln von wechselnder Höhe und Ausdehnung verstreut oder in dichten Scharen (Fig. 36, 38, 39).

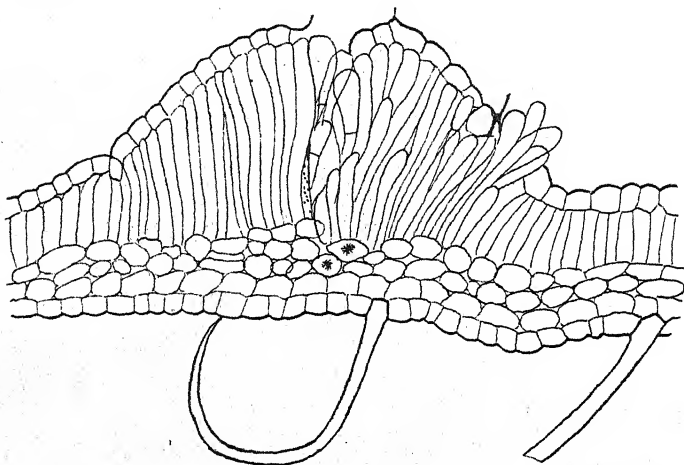


Fig. 36.

Intumeszenz. Querschnitt durch den Teil eines Blattes von *Cassia tomentosa*: die Zellen der obersten Mesophyllschicht haben sich stark gestreckt und die Epidermis gesprengt. Nach SORAUER.

Die Zellen, durch deren Wachstum diese Gebilde zustande kommen, entstammen zumeist den Mesophyllschichten, die sich senkrecht zur Blattoberfläche strecken (vgl. Fig. 36, 37 u. a.) und zuweilen eine Länge erreichen, die das Zwei-, Drei- und Mehrfache der normalen beträgt. Der Chlorophyllgehalt der Zellen geht dabei um so vollständiger zugrunde, je stärker das Wachstum ist; die Membranen sind meist zart, der Plasmabelag dünn, der Zellsaft Raum sehr groß¹⁾. Dem Wachstum der Zellen folgen nicht selten Teilungen, die bei *Ficus elastica* nur sparsam erfolgen (Fig. 37), bei *Ruellia formosa* u. a. aber zur Bildung zellenreicher Gewebemassivs führen (Fig. 44). Die über dem wuchernden Mesophyll liegende Epidermis wird dabei entweder nur gehoben und leicht gedehnt (Intumeszenzen von *Epilobium hirsutum* u. a.), oder sie wird gesprengt, wie bei *Cassia tomentosa* (vgl. Fig. 36) und in vielen anderen Fällen. Bei *Ficus elastica* (vgl. Fig. 37) werden die unteren Zellen der vielschichtigen Epidermis von den wachsenden Mesophyllzellen zusammengedrückt, und der von ihnen

¹⁾ Einige Mitteilungen über den Zellinhalt bei WÓYCICKI, Zur Zytol. d. hyperhydr. Gewebe bei *Solanum tuberosum* L. (Sitzungsber. Warschauer Ges. d. Wiss. 1910, Lief. 5, 219).

ursprünglich eingenommene Raum schließlich ganz von Mesophyllgewebe gefüllt; das letztere grenzt dann nicht mehr geradlinig an die Epidermis, sondern in stark gewellten Konturen.

Ein Vergleich verschiedenartiger mit Intumeszenzen ausgestatteter Blätter lehrt, daß bei verschiedenen Arten das abnorme Wachstum an bestimmte Zellenlagen des Mesophylls gebunden sein kann, oder doch bestimmte Zellenlagen bevorzugt werden. Vorwiegend die oberste Lage des Mesophylls ist bei *Eucalyptus globulus*, *E. rostrata*, bei *Ficus elastica*, *Cassia tomentosa* (vgl. Fig. 36 und 37) u. a. beteiligt, ausschließlich die Zellen der untersten Lage sah ich bei *Epilobium hirsutum* hypertrophieren; dieselben sind nach SORAUER vorwiegend bei *Vitis* sowie bei *Solanum lycopersicum*¹⁾ an der Bildung der Intumeszenz beteiligt; ge-

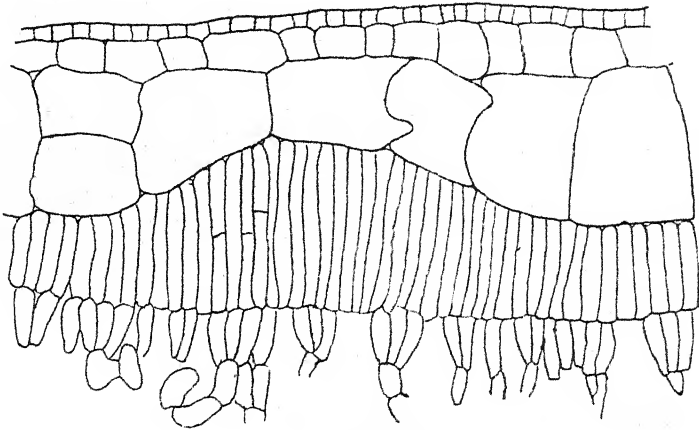


Fig. 37.

Intumeszenz. Blatt von *Ficus elastica*; die Zellen der obersten Mesophyllschicht haben sich gestreckt und die Hypodermiszellen zusammengedrückt; nur die obere Hälfte des Blattes ist gezeichnet.

streckte Zellen oben und unten fand SORAUER bei *Solanum floribundum*, Beteiligung des ganzen Mesophylls bei Nelken²⁾ und in extremen Fällen bei *Vitis*. Blätter von *Populus tremula*³⁾ bilden auf beiden Flächen gleich gut Intumeszenzen; stehen solche auf Ober- und Unterseite einander gegenüber, so kann das Blattgewebe in allen seinen Schichten zur Intumeszenzbildung verbraucht werden. Die Intumeszenzen der Blattoberseite sind bei *Populus tremula* im allgemeinen größer, höher und fester als die der Unterseite; ähnliche Unterschiede weisen die ober- und unterseits entstandenen Intumeszenzen der Blätter von *Ruellia formosa* auf (vgl. Fig. 44). — Intumeszenzen, die schließlich zur Durchlöcherung der

1) ATKINSON, Oedema of the tomato (Rep. Agr. Exp. Stat. Ithaca, N. Y., 1893, 101).

2) Vgl. neben SORAUER auch PRILLIEUX, Intumescences s. l. feuilles des oilets malades (Bull. Soc. Bot. France 1892, 39, 370).

3) KÜSTER, Üb. experim. erzeugte Intumeszenzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, 21, 452).

Blätter führen, beobachtete SENFT an *Datura stramonium*¹⁾, SORAUER an *Panax arborcum*²⁾ u. a.

Bei vielen Pflanzen (z. B. *Pandanus javanicus*, *Cattleya*, *Cypripedium laevigatum*, *Aralia palmata*, *Panax arborcum*, *Hedera helix*, *Camellia japonica*) ist die Streckung der Zellen nur eine äußerst schwache, so daß keinerlei oder nur sehr flache Auftreibungen entstehen. Das erkrankte Blatt bekommt dann gelbe, durchscheinende, meist kreisförmige Flecke — ein Krankheitsbild, das SORAUER als „Aurigo“ oder Gelbsprenkelung von anderen Fällen

lokaler Gelbfärbung unterschieden hat³⁾. Intumescenzen mit sehr geringem Dickenwachstum des Mesophylls, bei welchen bescheidenes Flächenwachstum eine leichte Aufwölbung der verdickten Blattfelder bewirkt, haben wir

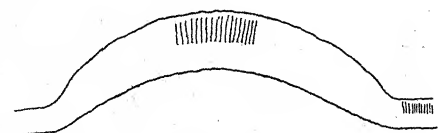


Fig. 38.

Intumescenz. *Manihot*.
Nach WOLF & LLOYD.

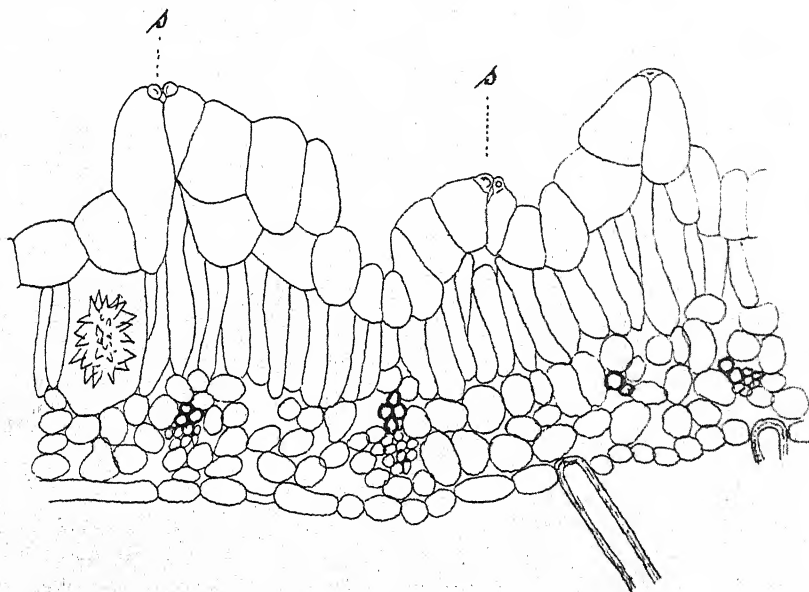


Fig. 39.

Intumescenz. Blatt von *Hibiscus vitifolius*; die Zellen der oberen Epidermis haben sich stark vergrößert, s s Stomata. Nach DALE.

4) SENFT, E, Eine eigentüml. Erkrankung d. Stechapfels (*Datura stramonium*) (Zentralbl. f. d. landwirtsch. d. Versuchswesen Österreichs 1913, 16, 9; das Auftreten der Intumescenzen wird mit dem der Milbenspinne *Tetranychus telarius* in kausale Beziehungen gebracht).

5) SORAUER, a. a. O. 1906 (XI) und 1911 (XII).

6) SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh., 3. Aufl. 1909, 1, 434 und a. a. O. 1906 (XI). — Bei dem geringen Wachstum, das bei der Aurigo die Zellen aufweisen, füllen diese die Interzellularen aus; SORAUER schlägt deswegen die Bezeichnung innere Intumescenzen für sie vor. Eine histologisch ähnliche Erscheinung hat vielleicht LINGELSHEIM (Eine neue Krankheitserscheinung an Kulturpelargonien, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1916, 375) vor sich gehabt, obschon er mitteilt, daß Wasserüberschuß nicht die Ursache der von ihm studierten Anomalie gewesen sein kann.

in dem von WOLF und LLOYD¹⁾ beschriebenen Ödem der *Manihot*-Blätter vor uns (Fig. 38).

Wir sprachen bisher nur vom Mesophyll; dieses stellt in der Tat bei den meisten Intumeszenzen das einzig beteiligte Gewebe dar. In einigen weiteren Fällen verändern sich aber auch die Epidermiszellen. In der feuchten Warmhausluft wachsen bei der Rubiacee *Hoffmannia Ghiesbreghtii* die Epidermiszellen der Blattunterseite zu großen, oft septierten Blasen heran, die Stomata werden von kaminartigen Epidermisfalten hochgehoben. DALE²⁾ beobachtete Schwellungen der ober- wie unterseitigen Epidermis bei *Hibiscus vitifolius* (Fig. 39), der unteren Epidermis bei *Ipomoea*. *Phaseolus vulgaris*, in feuchter Luft kultiviert, bedeckt seine Blätter mit zahllosen Intumeszenzen (Versuche mit *Ph. sphaericus dimidiatus* HABERLE); an der Unterseite wächst die Epidermis unter den Schließzellen kaminartig in die Höhe; zuweilen entstehen ansehnliche Gewebehöcker, die einen von weitlumigen Epidermiszellen umhüllten Grundgewebekern erkennen lassen. Auf der Oberseite erfolgt hier und da starkes Wachstum der Palisaden, welche die oberseitige Epidermis zusammendrücken, gelegentlich auch durchstoßen. An anderen *Phaseolus*-Blättern entwickelt sich das Palisadengewebe zu den garnwickelähnlichen Zellformen (Fig. 40 *d*), die aus der Samenschale vieler Leguminosen bekannt sind. An den Intumeszenzen der Tomate sind Mesophyll und Epidermis beteiligt, an Nelkenblättern werden nicht nur die Meso-

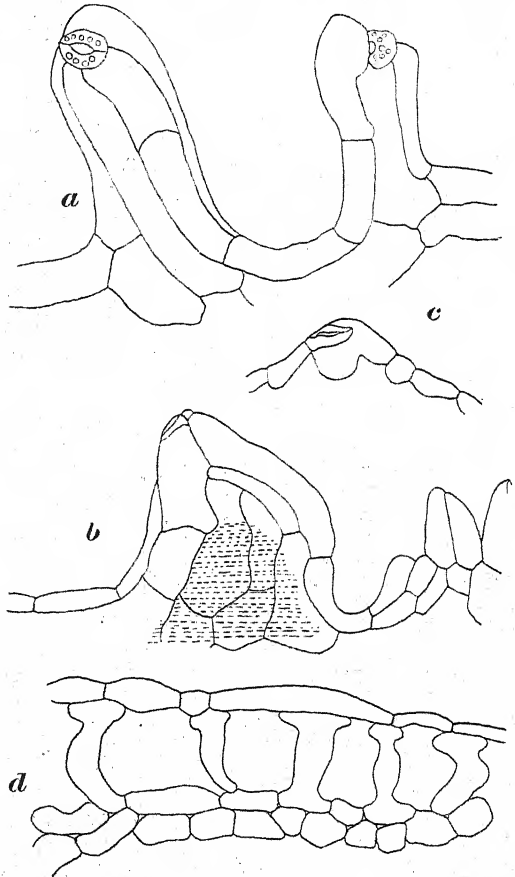


Fig. 40.

Intumeszenzen von *Phaseolus vulgaris*.
a Kaminartige, z. T. tordierte Epidermiserhebungen.
b Ebensolche mit Beteiligung des (durch Schraffierung angedeuteten) Grundgewebes. *c* Auswachsen einer Epidermiszelle nach innen. *d* Garnwickel-ähnliche Zellen im Palisadengewebe.

1) WOLF & LLOYD, Oedema on *Manihot* (Phytopath. 1912, 2, 131).

2) DALE, Investig. on the abnormal outgrowths or intumescences on *Hibiscus vitifolius* LINN. (Phil. Trans. B. 1901, 194, 163). — Vgl. ferner von derselben Verfasserin Intumescences of *Hibiscus vitifolius* (Ann. of Bot. 1899, 13, 622) und On certain outgrowths (intumescences) on the green parts of *H. vitifolius* (Proc. Cambr. Phil. Soc. 1900, 10, pt. 4, 192).

phylzellen, sondern zuweilen auch die Epidermiszellen zu Quer- und Längsteilungen angeregt¹⁾.

Sehr oft beschränken sich die hyperhydrischen Veränderungen der Epidermis auf erhebliches Wachstum der Schließzellen: die Stomata verlieren dabei ihre Befähigung zu spontanem Öffnen und Schließen und gleichen mit ihrem ständig geöffneten Porus den bekannten Hydathoden von *Tropaeolum* u. a. Wie weit das Wachstum der beiden Schließzellen gehen kann, zeigt Fig. 41, die zwar nach etioliertem Material gezeichnet worden ist, aber in der abnormen Streckung der Zellen unzweifelhaft die Wirkung feuchter Luft zur Anschauung bringt²⁾. Wóycicki³⁾ beobachtete

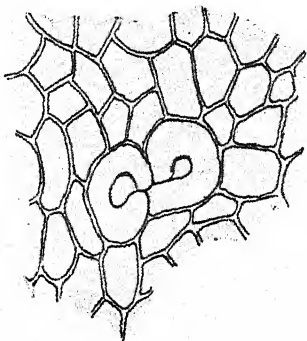


Fig. 41.

Hyperhydrische Veränderungen der Stomata bei *Solanum tuberosum*. Die Schließzellen sind stark in die Länge gewachsen und haben sich so stark gekrümmt, daß sie sich mit ihren Enden berühren und zwei offene Poren umschließen (von einer Dunkelkultur).

Nach STAPP.

den interessanten Fall, daß jede Schließzelle eines Stomas sich teilte, so daß der offene Porus sich von einem vierzelligen Ring umfaßt zeigte.

Ganz ähnliche Wachstumserscheinungen scheinen an den Zellen der Drüsenhaare (*Solanum lycopersicum*) im Spiele zu sein, wenn — nach mehrwöchentlicher Kultur der Tomatenstecklinge in feuchter Luft — die Zellen der Drüsenköpfe auseinanderweichen und einen spindelförmigen Interzellularraum zwischeneinander öffnen (Fig. 42).

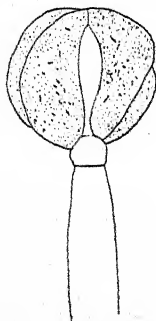


Fig. 42.

Drüsenhaare mit Interzellularraum. Tomate.

Auf den Phyllodien der Akazien (*Acacia longifolia*, *A. pycnantha*, *A. hecatophylla* u. a.) treten nach NEGER⁴⁾ besonders langlebige Intumescenzen unter der Einwirkung der feuchten Gewächshausluft auf. Stets ist die nach unten

gewandte Seite des Phyllodiums dabei reichlicher mit ihnen ausgestattet.

Intumescenzen an Blüten sind bis jetzt nur für *Cymbidium Löwi* bekannt⁵⁾.

An unreifen Samen von *Pisum sativum* entstehen Intumescenzen durch Wachstum der subepidermalen Schichten: die Palisadenreihe des Hautgewebes wird von ihnen durchbrochen⁶⁾.

* * *

Alle bisher beschriebenen Intumescenzen sind Gebilde von geringer Ausdehnung und haben bei typischer Entwicklung mehr oder minder

1) SORAUER, a. a. O. 1898 (VII).

2) STAPP, Beitr. z. Kenntnis des Einflusses geänderter Vegetationsbedingungen auf die Formbildung der Pflanzenorgane usw. (Verh. zool.-bot. Ges., Wien 1878, 28, 231).

3) Wóycicki, a. a. O. 1910, tab. I, fig. 1.

4) NEGER, Beitr. z. Kenntnis d. Baues u. d. Wirkungsweise der Lentizellen II (Ber. d. D. bot. Ges. 1922, 40, 306, 308).

5) SORAUER, a. a. O. 1900 (IX).

6) KÜSTER, Histol. u. exper. Unters. üb. Intumescenzen (Flora 1906, 96, 527).

deutlich die Form gerundeter Polster; DALE hat sie als hemisphärische Intumeszenzen bezeichnet.

Einen anderen Typus repräsentieren die Bildungen, die auf der Innenseite des Perikarps vieler Leguminosen bei Einwirkung dampfgesättigter Atmosphäre entstehen¹⁾.

Öffnet man unreife Hülsen von *Pisum sativum* und läßt sie in feuchter Luft verweilen oder — noch besser — mit der Außenseite auf Wasser schwimmen, so bedeckt sich oft schon nach 24 Stunden die Innenfläche des Perikarps mit einem dichten Rasen sehr langer, meist gleichmäßig zylindrisch gestalteter Haare, die mehrere Millimeter lang werden können. Von den bisher geschilderten Intumeszenzen unterscheiden sich diese Haarrasen durch ihr luxurierendes Wachstum; die Zellen sind oft mit einem auffallend mächtigen Cytoplasmabelag ausgestattet, und ihre Chloroplasten erfahren starke Vermehrung, wenn sie auch klein und hellgrün bleiben. Die Kerne sind groß und substanzreich. Weiterhin werden sie gekennzeichnet durch die vorwiegende Beteiligung der Epidermis und namentlich durch ihre große Ausdehnung, so daß sie meist die ganze Innenfläche des Perikarps gleichmäßig in Anspruch nehmen. Teilungen der langen Haarzellen sind keine Seltenheit; Verzweigungen sind ebenfalls häufig. — Wie *Pisum sativum* lassen auch andere Leguminosen (*Vicia faba*, *Lupinus*-, *Lathyrus*-, *Cytisus*-Arten usw.) stattliche Intumeszenzen unter den genannten Bedingungen an der Innenfläche des Perikarps entstehen, deren detaillierte Beschreibung hier zu weit führen würde.

Vereinzelte Härchen oder schwache Rasen von geringer Ausdehnung findet man in den Hülsen der Erbse auch ohne vorangegangene Eingriffe irgendwelcher Art; an Feuchtigkeit fehlt es in dem vom Perikarp umschlossenen Hohlraum gewiß nicht. Besonders starke Wucherungen erhielt ich ohne Verwendung von tropfbar flüssigem Wasser, indem ich junge Hülsen — noch in unmittelbarem Zusammenhang mit der sie tragenden Pflanze — durchstach oder in ähnlicher Weise verwundete. Überall entwickeln sich dann im Verlauf von 1—2 Wochen in der Höhlung der Frucht die geschilderten Haare; namentlich in dem zwischen je zwei Samen gelegenen Raum entstehen mächtige, bis 5 mm hohe Polster, die aber nicht durchweg aus freien Haaren bestehen, sondern in der unteren Hälfte ein interstitienloses oder doch sehr dicht gebautes Gewebemassiv darstellen, bei dessen Bildung sehr zahlreiche Zellteilungen erfolgt sind. Bei derartig starker Intumeszenzbildung sind allerdings nicht nur die Zellen der Epidermis, sondern auch die tiefer liegenden Lagen beteiligt, deren Wachstumsleistungen ganz ähnliche sind wie die der Epidermis; Gewebeanteile, welche aus irgendeinem Grunde absterben und nicht am Wachstum teilnehmen, werden von den unter ihnen liegenden in die Höhe getragen.

Die Intumeszenzen in den Hülsen von *Vicia faba*, die man durch Verwundung des Perikarps und bei Einwirkung feuchter Luft erhält, füllen die ganze Höhlung der Früchte, die bis 1 cm breit werden kann, mit zartem fädigen Geflecht an; die Fäden bestehen aus zahlreichen kurzen Zellen, die ich selbst nach wochenlangem Wachstum der Haare noch sehr plasma-reich fand, und die in ihrem Plasma zahlreiche kleine Chloroplasten enthalten; die Fäden sind reich verzweigt.

1) KÜSTER, a. a. O. 1906.

Reichliche Wasserabscheidung beobachtete ich an den Perikarpintumescenzen von *Pisum sativum*, wenn die Hülsenschalen auf Wasser schwammen. Daß auch Lentizellenwucherungen bei besonders hohem Turgordruck ihrer Zellen Guttation betätigen können, hörten wir bereits früher (p. 54).

* * *

Mit einer dritten Form der Intumescenzen, die DALE als sphärische bezeichnet, machen uns die sog. Perldrüsen der Ampelideen bekannt, die an jugendlichen Zweigen, an Blattstielen, Blattspreiten und Nebenblättern zahlreicher *Vitis*-, *Ampelopsis*- und *Cissus*-Arten auftreten¹⁾. Ihren Namen verdienen sie insofern schwerlich, als über eine von ihnen ausgeübte sekretorische Tätigkeit nichts bekannt ist. Sie stehen zu den Spaltöffnungen in leicht erkennbaren Beziehungen: die Zellen unterhalb der Stomata wachsen in die Atemhöhle hinein, heben bei fortgesetztem Wachstum die Epidermis in die Höhe und bilden zusammen mit dieser glashelle Kügelchen, an deren Scheitel die weit geöffneten Schließzellen zu finden sind. Zellteilungen sind bei ihrer Bildung nicht selten.

Mit den Intumescenzen stimmen die Perldrüsen ferner darin überein, daß sie sich außerordentlich schnell entwickeln können. An ausgewachsenen, isolierten Blättern von *Ampelopsis Veitchii*, die ich mit der Blattoberseite auf Wasser schwimmen ließ, sah ich schon nach 24 Stunden vereinzelte Perldrüsen entstehen, die sich im Laufe der nächsten 3 Tage noch vermehrten. Nach WALTER hingegen wird die Bildung der Perldrüsen durch Anhäufung von Salzen bei heißem, trockenem Wetter begünstigt; die beim Austreiben verwirklichten Bedingungen sind der Perldrüsenbildung günstig; dauernde Berührung mit Wasser hindert sie.

Ein bemerkenswertes Unterscheidungsmerkmal zwischen Intumescenzen und Perldrüsen liegt darin, daß die letzteren sich sehr leicht von ihrem Mutterboden ablösen; Zweige von *Ampelopsis Veitchii*, die an den Achsen, den Ranken und der Unterseite der Blätter oft von Perldrüsen wie besät sind, lassen bei jeder unsanften Berührung zahllose Gebilde dieser Art herabrieseln; jedes von diesen hinterläßt eine punktförmige, für das unbewaffnete Auge kaum wahrnehmbare Wunde²⁾.

Zweifelhaft muß bleiben, ob sich die „Perldrüsen“ der Ampelideen als „normale“ Gebilde betrachten lassen, oder ob sie den abnormen zuzurechnen sind. Lichtmangel und feuchte Luft scheinen ihre Entstehung zu fördern³⁾.

1) Vgl. besonders HOFMEISTER, Allg. Morphol. d. Gewebe 1868, 545; DE BARY, Vgl. Anat. d. Vegetationsorg. 1877, 69; D'ARBAUMONT, Observations s. l. stomates et les lenticelles du *Cissus quinquefolia* (Bull. Soc. Bot. France 1877, 24, 18, 48); SOLE-REDER, System. Anat. d. Dicot. 1899, 253; MOLZ, Untersuchungen über die Chlorose der Reben (Zentralbl. f. Bakt. Abt. II, 1908, 20, 80; dort weitere Literaturangaben); HOLMGREN, Några iakttagelser öfver förekomsten af pärlhår hos tropiska växter (Svensk bot. tidschr. 1911, 5, 197; behandelt als Perlhaare Gebilde sehr verschiedener Art). WALTER, H., Üb. Perldrüsenbildung d. Ampelideen (Flora 1921, 114, 187).

2) Ob die bei *Cissus tetragona* nach HOLMGREN an den Ablösungsstellen der Perldrüsen entstehenden Neubildungen als regenerativ entstandene neue Perldrüsen zu bewerten sind, möchte ich noch dahingestellt sein lassen.

3) Vgl. HOFMEISTER, a. a. O. 1868; ferner TOMASCHEK, Üb. pathogene Emergenzen auf *Ampelopsis hederacea* (Österr. bot. Zeitschr. 1879, 29, 87); KREUZ, Entwicklung der Lentizellen an beschatteten Zweigen v. *Ampelopsis hederacea* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1881, Math.-Naturw. Kl., 82, Abt. I, 228; hierzu TOMASCHEK, Österr. bot. Zeitschr. 1881, 31, 252). Zahlreiche Experimente stellte WALTER an (a. a. O. 1921).

Die von MÜLLER-THURGAU und PENZIG¹⁾ vorgeschlagenen ökologischen Erklärungen sind wenig befriedigend.

Der histologische Bau der Perldrüsen wird durch Fig. 43 veranschaulicht (*Ampelopsis radicansissima*, *A. tricuspidata*, *Vitis japonica*, *V. vinifera*). Die auf *A. tricuspidata* sich entwickelnden sind den für *Phaseolus* beschriebenen (s. oben Fig. 40 a) Kaminbildungen einigermaßen vergleichbar, die Perlen von *Vitis japonica* fallen durch ihre Papillen auf, die der nor-

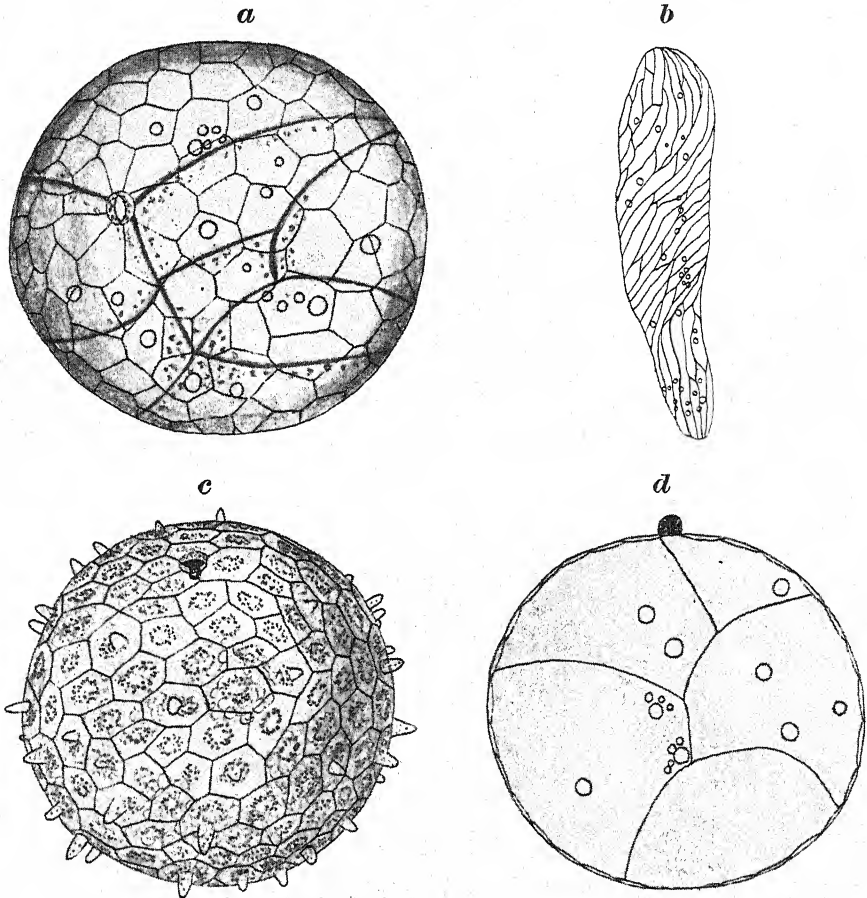


Fig. 43.

Perldrüsen: a *Ampelopsis radicansissima*; b *A. tricuspidata*; c *Vitis japonica*; d *V. vinifera*. Nach WALTER.

malen Epidermis fehlen; auf den Perlen der *V. vinifera* bleibt am Scheitel ein kaminförmiger Auswuchs unter dem Stoma erhalten²⁾.

1) MÜLLER-THURGAU (Perldrüsen des Weinstocks. Weinbau u. Weinhandel 1890, 3, 178) sieht in ihnen Schutzorgane gegen kleine Tiere. PENZIG (Über die Perldrüsen des Weinstocks und anderer Pflanzen. Atti Congr. bot. internaz. Genova 1892, 237) hält sie für Futterkörper, die von Milben oder dgl. verzehrt werden.

2) WALTER, a. a. O. 1921.

Es ist kaum möglich, die Intumeszenzen wie die anderen Formen hyperhydrischer Gewebebildungen mit aller Schärfe gegen abnorme Gewebebildungen anderer Art abzugrenzen. In Interzellularräumen vieler Blätter wachsen namentlich in den Atemhöhlen, die unter den Spaltöffnungen liegen, oftmals die anliegenden Grundgewebszellen zu anomalen Formen heran, die viele Züge mit jugendlichen, hyperhydrischen Geweben gemeinsam haben, und welche mit ähnlichem Rechte hier wie in dem den Thyllen und thylloiden Verstopfungen gewidmeten Kapitel, in welchem wir auf sie zurückkommen werden, behandelt werden könnten.

*

*

*

Die Frage nach den äußeren Bedingungen, unter deren Einwirkung Intumeszenzen entstehen, ist bereits wiederholt geprüft worden. Für alle Fälle gilt, daß die Intumeszenzen eine Reaktion der Pflanze auf Wasserüberschuß darstellen: Aufenthalt in feuchter Luft oder unmittelbare Berührung mit Wasser führen zur Bildung von Intumeszenzen. Nach COPELAND¹⁾ lassen sie sich an Tomatenblättern durch künstliches Einpressen von Wasser in die Zweige erzeugen.

Die Reaktionsfähigkeit der Pflanzen auf den Wasserreichtum der Luft ist nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern selbst bei dem nämlichen Individuum zu verschiedenen Zeiten und nach verschiedener Vorbehandlung ungleich.

STEINER²⁾ beobachtete, daß *Ruellia formosa* an den Blättern Intumeszenzen produziert, wenn man die Luftfeuchtigkeit in dem die Pflanze aufnehmenden Raum hinreichend erhöht; nach ungefähr 6 Wochen aber hört die Intumeszenzenbildung auf — die Pflanze erträgt dann den hohen Wassergehalt der Luft, ohne Intumeszenzen zu bilden, deren Bildung erst dann wieder einsetzt, wenn die Pflanze etwa 3 Wochen in trockener Luft geweiht hat und dann wieder in einen feuchten Raum übertragen worden ist. — Daß bei normaler Witterung auch in der freien Natur schon Intumeszenzen entstehen können, lehren die von Insekten angefertigten lockeren Blattrollen von *Populus tremula* und *Vitis*, die an der Blattunterseite reichlich Intumeszenzen tragen können³⁾, oder die Beobachtungen TUBEUFs, nach welchen⁴⁾ Zweige von *Pinus strobus* unter Flechten (*Xanthoria*) typische Intumeszenzen bilden können.

Äußere Agentien können auf die Intumeszenzenbildung verschiedener Pflanzen ganz ungleich wirken. Unmittelbare Berührung mit Wasser scheint in der Mehrzahl der Fälle Intumeszenzenbildung auszuschließen; bei *Populus tremula* besteht jedoch eine solche Hemmung nicht⁵⁾. Bei *Hibiscus* ist nach DALE die Einwirkung des Lichtes erforderlich, und dasselbe gibt DOUGLAS für die Intumeszenzen von *Solanum tuberosum* an⁶⁾, während bei *Populus tremula*, dem Perikarp von *Pisum sativum* u. a.

1) COPELAND, HABERLANDTs new organ on *Conocephalus* (Bot. Gaz. 1902, **33**, 300).

2) STEINER, Üb. Intumeszenzen bei *Ruellia formosa* ANDREWS und *Aphelandra Portearia* MOREL (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, **23**, 105).

3) KÜSTER, a. a. O. 1906.

4) TUBEUF, Intumeszenzenbildung der Baumrinde unter Flechten (Naturwiss. Ztschr. f. Land- u. Forstw. 1906, **4**, 60).

5) KÜSTER, a. a. O. 1906.

6) DOUGLAS, G. E., The formation of intum. on potato plants (Bot. Gaz. 1907, **43**, 233).

nach meinen Erfahrungen Licht entbehrlich ist; bei *Populus tremula* hemmt sogar intensive Belichtung die Intumeszenzenbildung — vielleicht durch die Förderung der Transpiration. Bei *Ruellia formosa* sah STEINER Intumeszenzen nur in den ersten Tagen der Verdunkelung entstehen, und nur dann, wenn die betreffenden Pflanzen sich, solange sie noch belichtet waren, unter derartigen Verhältnissen befanden, daß in Kürze das Erscheinen von Intumeszenzen zu erwarten gewesen wäre. — Die starke Entwicklung der Intumeszenzen in angeschnittenen oder durchstochenen Hülzen von

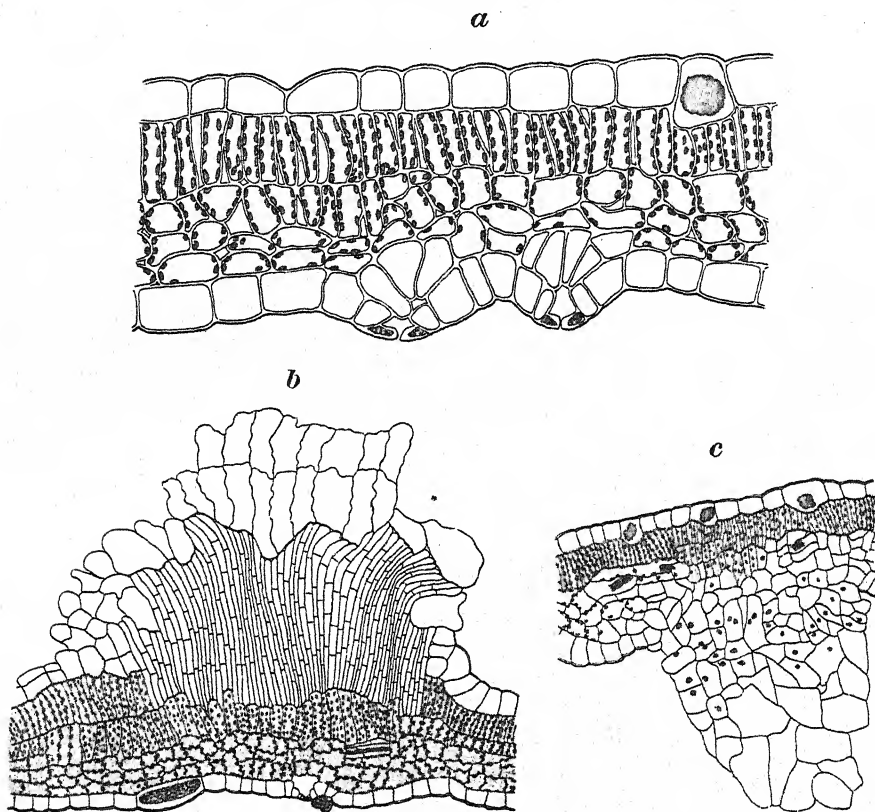


Fig. 44.

Entwicklung der Intumeszenzen unter den Spaltöffnungen. *a* Jugendliche Intumeszenzen an der Blattunterseite von *Ruellia formosa*; *b*) erwachsene Intumeszenz der Blattoberseite; *c* erwachsene Intumeszenz der Blattunterseite. Nach STEINER.

Leguminosen ist vermutlich auf eine Wirkung der reichen Sauerstoffversorgung der inneren Gewebeschichten zurückzuführen. WALTER hält für die Perldrüsenbildung Reichtum der Zellen an Salzen für wesentlich; lokale Steigerung des Gehaltes der Gewebe an plastischem Material fördert die Entwicklung der Intumeszenzen, wie ihre besonders starke Ausbildung neben den von *Harmandia globuli* oder *H. tremulae* erzeugten Gallen auf Espenblättern lehrt¹⁾. Auf Lindenblättern, die von *Eriophyes tiliae*

1) KÜSTER, a. a. O. 1906.

heimgesucht und zur Bildung von Filzgallen angeregt worden sind, entstehen aus den oberseitigen Epidermiszellen, die mit den unterseits infizierten Blattarealen korrespondieren, intumeszenzenähnliche Haarrasen, wenn man die Blätter mit der infizierten Unterseite auf Wasser schwimmen läßt; die übrigen Anteile der oberseitigen Epidermis bleiben untätig¹⁾.

Die Regelmäßigkeit, mit der z. B. bei *Epilobium hirsutum* die Zellen der untersten Mesophyllschicht, bei *Ipomoea* die der unteren Epidermis sich vergrößern, läßt an die Möglichkeit denken, daß irgendwelche ständige Struktureigentümlichkeiten des Blattes den auslösenden Reiz nur an bestimmte Zellenlagen kommen lassen oder nur bestimmten Zellenlagen eine Wachstumsreaktion möglich machen. DALE macht darauf aufmerksam, daß bei *Hibiscus vitifolius*, dessen Blätter auf beiden Seiten Stomata tragen, die Intumeszenzen beiderseits auftreten, während *Ipomoea*, deren Spaltöffnungen nur unterseits auftreten, nur auf der unteren Blattseite Intumeszenzen entwickelt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Bildung der Intumeszenzen mit der Verteilung der Spaltöffnungen in Zusammenhang steht, das beweisen die frühesten Entwicklungsstadien mancher Intumeszenzen, die an die Stomata gebunden sind (vgl. Fig. 44 a), ebenso wie die „Perldrüsen“ (s. o.); keinesfalls aber ist mit der Aufdeckung dieser Beziehungen eine für alle Fälle gültige Erklärung gefunden; die oben angeführten Beispiele lassen das bereits erkennen, ich erinnere an die in Fig. 37 dargestellten Intumeszenzen der Blätter von *Ficus elastica*, die durch Wachstum der obersten Palisadenzellen zustande kommen, ob schon bekanntlich die Blätter nur auf der Unterseite Spaltöffnungen besitzen. In der Mehrzahl der Fälle werden voraussichtlich auch hier Unterschiede in der Veranlagung der verschiedenen Zellenlagen über Beteiligung und Nichtbeteiligung an der Neubildung entscheiden.

Auf die Frage, ob unter Einwirkung von chemischen Agentien, namentlich von Giften, Intumeszenzen entstehen können, wird im Allgemeinen Teil einzugehen sein²⁾. Daß anästhetische Mittel und andere turgorerhöhende Stoffe an geeigneten Objekten Intumeszenzen ebenso gut erzeugen können wie Lentizellenwucherungen (s. o. p. 54), ist nicht zu bezweifeln. Vielleicht sind die von MOLISCH nach Tabakrauchbehandlung an *Peristrophe speciosa* (Acanthaceae) beobachteten hyperhydrischen Wucherungen, welche die vier Stengelkanten begleiten³⁾, am besten den Intumeszenzen anzureihen.

Die Intumeszenzen sind ganz allgemein sehr kurzlebige Gewebe, die namentlich in trockener Luft sofort zugrunde gehen, aber auch in der feuchten Atmosphäre, in der sie entstanden sind, nur kurze Zeit lebensfähig zu bleiben pflegen. Sie fallen zusammen, bräunen sich und vertrocknen; die Teilungen, die oft in intumeszenzartig geschwollenen Epidermen gefunden werden, ähneln bereits den bei Wundkorkbildung auftretenden; von dem Wundkork, der sich unter alten Intumeszenzen bilden kann, wird später die Rede sein⁴⁾.

1) KÜSTER, Zeidologische Mitteilungen III (Flora 1925, **118/119**, 339).

2) Über die vermeintliche Wirkung der dem Paraffin beigemengten Verunreinigungen vgl. oben p. 53 Anm. 2.

3) MOLISCH, a. a. O. 1911, 820.

4) Von weiterer Literatur über Intumeszenzen seien noch folgende Arbeiten angeführt: NYPELS, Notes de pathol. végét. (C. R. Soc. bot. Belgique 1897, **36**, 256; Intum. an *Artabotrys*); HUTH, Üb. Bildungsabweichungen d. Rebe (Mittel. Deutsch.

c) Abnorme Trennungsgewebe.

Auch an anderen Stellen als an den Lentizellen lassen sich die Beziehungen zwischen den Produkten parenchymatischer Meristeme und der Neigung zur Bildung hyperhydrischer Gewebe erkennen.

Stellt man *Salix*-Zweige ins Wasser, oder verbringt man sie in einen dampfgesättigten Raum, so entwickeln sich an ihnen zahlreiche Wurzeln, an deren Basis ein lockeres, weißliches Gewebehäufchen auffällt, das mit den vorhin geschilderten wuchernden Lentizellen die größte Ähnlichkeit hat. Auf Querschnitten zeigt sich, daß in der Nähe der Wundstelle in der Rinde ein Meristem entstanden ist, dessen Abkömmlinge Kugeln oder langgestreckten, farblosen Schläuchen gleichen. Zwischen den einzelnen Zellen, die sich oft ganz voneinander loslösen, liegen große, luftgefüllte Interzellularräume. Auch histologisch gleichen somit die beschriebenen

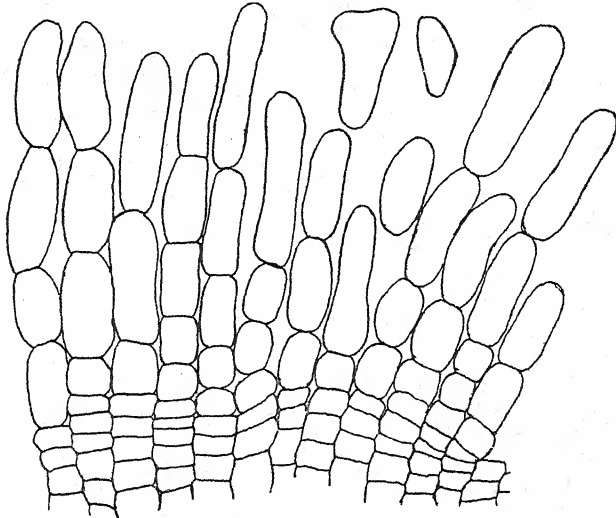


Fig. 45.

Hyperhydrische Gewebe an der Durchbruchstelle einer Knospe (*Catalpa*).

Bildungen den Lentizellenwucherungen; schon MOHL¹⁾ hat auf diese Ähnlichkeit aufmerksam gemacht und vor Verwechslung gewarnt. Die gleichen Gewebe wie an den Wurzeldurchbruchstellen entstehen auch, wenn Knospen

Weinbauvereine, **1**, Nr. 3 u. 4); NOACK, Treibhauskrankheiten d. Weinrebe (Gartenflora 1901, **50**, 619); VIALA & PACOTTET, S. les verrues des feuilles de la vigne (C. R. Acad. Sc. Paris 1904, **138**, 161); TROTTER, Intumescenze fogliari d'*Ipomoea batatas* (Ann. di bot. 1904, **1**, 362); KÜSTER, Beitr. z. Kenntn. d. Wurzel- u. Sproßbildung an Stecklingen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **40**, 279; Bildung von Intumescenzen an an alten korkbedeckten Achsen von *Salix*); DAVIS, H. V., Note on certain intum. in roots (New Phytol. 1910, **9**, 325).

1) MOHL, Sind die Lentizellen als Wurzelknospen zu betrachten? (Flora 1832, **15**, 65.) Vgl. auch WIELER, D. Funktion d. Pneumathoden u. d. Aërenchym (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 503, 517).

bei ihrer Entwicklung das Rindengewebe lädieren¹⁾. Fig. 45 zeigt den Querschnitt durch die Durchbruchstelle einer Knospe (*Catalpa*).

Die Membranen dieser Gewebe, die ebenso leicht wie die Lentizellenwucherungen spontaner Mazeration in vivo anheimfallen können, sind unverkorkt.

Weiterhin wäre noch der hyperhydriche Ausbildung derjenigen Gewebe zu gedenken, die sich entwicklungsgeschichtlich von einer meristematischen Trennungsschicht herleiten. Am schönsten habe ich solche bei *Populus nigra* beobachtet: stutzt man die Kurztriebe eines Zweigsystems, indem man sie auf wenige Millimeter zurückschneidet, und bringt dieses dann in einen dampfgesättigten Raum, so werden binnen wenigen Tagen die Kurztriebsummel abgeworfen: an der Narbe des Zweigabsprungs bilden sich ansehnliche Lager hyperhydriche Gewebe, an der Wundfläche des abgelösten Kurztriebstückes finden sie sich nur in schwacher Schicht²⁾.

Hyperhydriche Ausbildung können auch die Trennungsschichten zwischen Blättern und Achse aufweisen. LÖWI beobachtete solche bei *Laurus nobilis*, nachdem die Pflanzen monatelang feuchter Luft ausgesetzt worden waren, und beschreibt die langen, schlauchartigen Zellen, aus welchen die Trennungsschicht besteht. Ähnliches gibt LÖWI³⁾ für *Cinnamomum Reinwardti* u. v. a. an, dasselbe läßt sich ferner an den in feuchter Luft gehaltenen Exemplaren von *Coleus hybridus* u. a. in mehr oder minder auffälliger Form beobachten.

Merkwürdigerweise lassen auch alte, längst vernarbte, d. h. mit Kork bedeckte Wundflächen, die durch normalen Laubfall oder physiologische Zweigabsprünge zustande gekommen sind, noch hyperhydriche Gewebe von zuweilen beträchtlichem Umfange hervorstechen, wenn die umgebende Atmosphäre hinreichend feucht ist. Um solche handelt es sich vermutlich auch bei den kallusähnlichen Geweben, die TITTMANN⁴⁾ an den Narben der Zweigabsprünge bei Pappelstecklingen beobachtete. Sehr deutlich ist der hyperhydriche Charakter bei den Wucherungen, die *Salix pentandra* an alten Blattnarben entstehen läßt⁵⁾.

Wie die anderen Formen hyperhydriche Gewebe lassen sich auch die hyperhydriche Trennungsgewebe durch Behandlung mit giftigen Gasen hervorrufen, z. B. an *Taxus baccata*⁶⁾. Vielleicht sind auch die Erschei-

1) Handelt es sich um ähnliches bei den hyperhydriche Wucherungen, die MOLISCH (a. a. O. 1911, 820) nach Tabakrauchbehandlung einzeln oder zu zweien rechts und links neben der Insertionsstelle der Blätter (*Plectranthus fruticosus*, *Boehmeria polystachya*) auftreten sah?

2) Meine Versuche mit *Populus*-Zweigen ergaben sehr ungleichmäßige Resultate. Welche Bedingungen den Absprung herbeiführen bzw. beschleunigen, andererseits ihn verzögern oder völlig ausbleiben lassen, wurde noch nicht untersucht.

3) LÖWI, ÜB. eine merkwürdige anatom. Veränd. in d. Trennungsschicht bei d. Ablösung d. Blätter (Österr. bot. Zeitschr. 1906, **56**, 380); Unters. üB. d. Blattablösung usw. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., 1907, **116**, Abt. I, 983), PREIFFER, H., Neue Unters. üB. d. Trennungsgewebe zur Ablösung pflanzl. Organe (Mikrokosmos 1924/25, **18**, 28). — Die ersten Mitteilungen über die Beschleunigung des Laubfalls durch Herabsetzung der Transpiration bei WIESNER, ÜB. d. herbstl. Entlaubung d. Holzgewächse (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1871, **64**, Abt. I, 461).

4) TITTMANN, Physiol. Unters. üB. Kallusbildung an Stecklingen holziger Gewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, **27**, 171).

5) KÜSTER, Beitr. z. Kenntn. d. Wurzel- u. Sproßbildung an Stecklingen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **40**, 279).

6) RICHTER, O., Blatt- u. Blütenfall unter verschiedenen äußeren Bedingungen (Verhandl. zool. bot. Ges. Wien 1914, **64**, 210); Verf. beobachtete bei *Taxus* auch

nungen des anomalen Laubfalls, der nach Behandlung mit Tabakrauch eintritt¹⁾, und manche der „Chorismen“, auf welche FITTINGS Untersuchungen²⁾ die Aufmerksamkeit gelenkt haben, nicht ohne Beziehung zu den geschilderten Geweben und ihnen histologisch und histogenetisch ähnlich. In demselben Sinne verdienen auch die „Absprünge“ von Sproßstücken, von Blüten usw., die unter dem Einfluß der Laboratoriumsluft erfolgen, erneute Untersuchung³⁾. —

Vielleicht darf in diesem Zusammenhang noch die von ZACH beobachtete⁴⁾ hyperhydrische Ausbildung der Haube an den Wurzelknöllchen von *Elaeagnus angustifolia* erwähnt werden. —

Von den histologischen Eigenschaften des an Wunden entstehenden Kallus wird im nächsten Kapitel zu sprechen sein. Vorweg darf der Hinweis darauf genommen werden, daß an seiner Oberfläche Meristeme entstehen können, die hyperhydrische Gewebe in reichlichen Mengen produzieren⁵⁾.

Mazeration des Rindengewebes unter dem Einfluß von Leuchtgas und anästhetischen Mitteln; die Mazeration des Rindengewebes nimmt ihren Ausgang von den Blattnarben.

1) MOLISCH, a. a. O. 1911 (s. o. p. 54 Anm. 2), besonders 826 (Versuche an *Caragana* usw.).

2) FITTING, H., Unters. üb. d. vorzeitige Entblätterung v. Blüten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1911, **49**, 187). FITTING fand die Anatomie der Trennungsgewebe seiner Versuchspflanzen normal.

3) Vgl. z. B. HANNIG, E., Unters. üb. d. Abstopfen v. Blüten usw. (Zeitschr. f. Bot. 1913, **5**, 417; Absprünge der Internodien); GORTNER, R. A. & HARRIS, J. A., On axial abscission in *Impatiens Sultani* as the result of traumatic stimuli (Americ. Journ. of bot. 1914, **1**, 48); LLOYD, FR. E., Injury and abscission in *Imp. Sult.* (VI. Rep. Quebec Soc. protect. of pl. 1914) u. a.

4) ZACH, Z. Kenntnis hyperhydr. Gewebe (Österr. bot. Zeitschr. 1908, **58**, 278).

5) SIMON, Exper. Unters. üb. d. Differenzierungsvorgänge am Kallusgewebe v. Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, **45**, 351, 369). Nach SIMONS Abbildung zu schließen, ähneln diese Gewebe sehr den in Fig. 45 dargestellten.

4. Wundgewebe und Regeneration.

Jede Wunde, die einer lebenden Pflanze beigebracht wird, ruft irgendwelche Veränderungen an den verletzten Zellen oder Geweben hervor — Veränderungen, die sich entweder auf die unmittelbarste Nachbarschaft der Wunde beschränken oder noch in weitem Abstand von dieser bemerkbar machen, die in unscheinbaren Modifikationen der Qualitäten der Zelloberfläche oder des Zelleninhalts sich kundtun oder zu umfangreicher Gewebe- und Organproduktion führen, die entweder kurze Zeit nach der Verwundung bereits ihren Abschluß finden oder vieler Wochen, Monate und Jahre zu ihrem Ablauf benötigen.

Die Reaktionen lebender Zellen und Gewebe auf die von der Verwundung ausgehenden Reize sind je nach der Qualifikation der vorliegenden Pflanzenarten und der vom Trauma getroffenen Zellen- und Gewebearten und nach den äußeren Umständen, welche auf die Wunde und ihre Nachbarschaft einwirken, außerordentlich mannigfaltig, so daß im vorliegenden Kapitel eine Fülle verschiedenartiger Strukturen zu schildern sein wird. Wir wollen versuchen, in ihm alle Arten der Veränderung zu schildern, welche die Zellen und Gewebe der Pflanzen nach Verwundung erfahren können, und mit ihrer Schilderung noch die Behandlung einiger ihrer Ätiologie nach noch ungenügend geklärter Bildungen verbinden, welche den nach Verwundung entstehenden in wesentlichen Punkten gleichen.

Die Erscheinungen, von welchen hier die Rede sein soll, zeichnen sich durch ihre Mannigfaltigkeit ebenso aus wie durch ihre weite Verbreitung — nicht nur in dem Sinne, daß von Pflanzen der verschiedensten Art Wundreaktionen bekannt sind, sondern auch insofern, als selbst ohne Zutun des Experimentators in der Natur den Pflanzen Wunden aller Art ständig geschlagen werden, und der Ablauf verschiedenartigster Wundreaktionen herbeigeführt wird. Wunden werden den Pflanzen durch belebte und unbelebte Faktoren der Außenwelt beigebracht, welche mehr oder minder grobe Eingriffe in die Integrität des Pflanzenkörpers bringen; Wunden entstehen ferner durch die Tätigkeit der Pflanze selbst, wenn ihre Gewebe durch ungleichmäßige Verteilung ihrer Wachstumsintensität zerreißen. Mit Wunden in vielen Beziehungen gleichzusetzen sind schließlich die Lücken im lebenden Pflanzenkörper, die beim Absterben von Zellen oder Zellengruppen zustande kommen.

1. Kallus.

Wenn die Wachstumsvorgänge, die sich an der Wundfläche abspielen, zur Bildung einer lockeren parenchymatischen Gewebeschicht führen,

so nennen wir das abnorme Gewebe einen Kallus, gleichviel ob er wenige oder zahlreiche Zellenlagen mächtig ist, und unabhängig davon, ob sich die von dem Wundreiz getroffenen Zellen nur vergrößert oder auch mehr oder minder oft geteilt haben.

Zu Kallusbildungen finden wir alle Organe der Pflanzen und alle Gewebeformen befähigt. Wir treffen Kallus bei den Gymnospermen, Mono- und Dikotyledonen, spärlicher bei den Gefäßkryptogamen reichlicher bei vielen Thallophyten an.

Besonders leicht bilden Algen, wenigstens die stattlichen gewebebildenden Meeresbewohner, nach Verwundung Kallus aus. Im einfachsten Fall wachsen die den zerstörten Zellen benachbarten Elemente zu großen blasigen Gebilden heran, die die normalen Zellen um das Mehrfache an Volumen übertreffen können. Die umfänglichsten erhielt ich bei *Padina pavonia*. Kleine Stückchen des breiten Thallus wurden in zuckerhaltigem

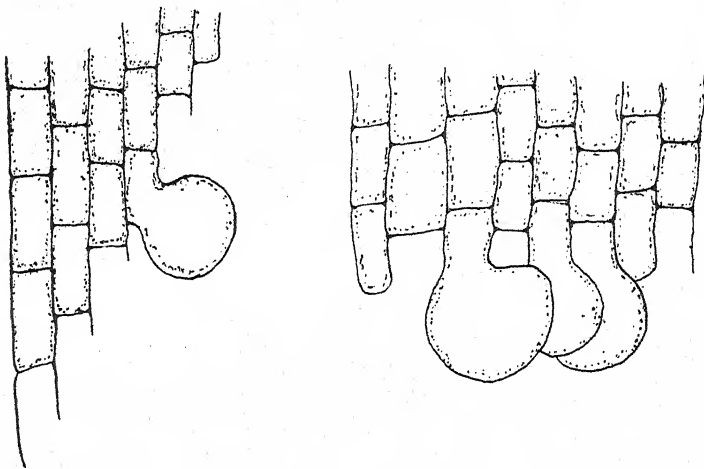


Fig. 46.

Kallus. Thallusstücke von *Padina pavonia*.

Meereswasser wochenlang kultiviert: die durch die Schnittwunden bloßgelegten Zellen wuchsen dabei zu großen, nahezu farblosen Blasen aus (vgl. Fig. 46), die stets ungeteilt blieben. Die Wände der hypertrophierten Zellen waren sehr zart. Ähnliches beobachtete ich an zerfetzten Exemplaren von *Nitophyllum uncinatum*; die Außenwände der hypertrophierten Zellen waren stark verdickt. Zapfenartige Membranverdickungen in Kallushypertrophien beobachtete BITTER an *Padina pavonia*¹⁾ usw.

Vielschichtige Gewebe, die als Kallus anzusprechen sind, fand ich an verwundeten „Blättern“ von *Sargassum*²⁾ u. a. Eingehende Mitteilungen über die Vernarbung der Laminarien bei KILIAN³⁾.

1) BITTER, Z. Anat. u. Physiol. v. *Padina pavonia* (Ber. d. D. bot. Ges. 1899, 17, 255).

2) KÜSTER, Üb. Vernarbungs- u. Prolifikationserschein. b. Meeresalgen (Flora 1899, 86, 143).

3) KILIAN, K., Beitr. z. Kenntn. d. Laminarien (Zeitschr. f. Bot. 1911, 3, 433, 468).

Eingehender wird auf die von Rot- und Braunalgen an Wundflächen gebildeten Gewebe weiter unten bei Behandlung der Regenerationsvorgänge zurückzukommen sein.

Bei Pilzen sind gelegentlich kugelige Geschwülste als Reaktion auf Verwundungsreiz beobachtet worden, die äußerlich den Kallusbildungen höherer Pflanzen ähneln (Beobachtungen an *Xylaria*¹⁾).

Von den Gefäßkryptogamen lassen sich verschiedene *Selaginella*-Arten leicht zur Kallusbildung bringen: die Zellen des Parenchyms, welches den die Gefäßbündelscheide umgebenden Luftgang erfüllt, werden durch den Wundreiz zu reichlichen Teilungen angeregt²⁾.

Bei den Phanerogamen gehört der Kallus zu den verbreitetsten pathologischen Geweben; sie produzieren ihn bald als unscheinbare Schicht, bald als mächtig proliferierende Masse an allen Organen; namentlich die Holzgewächse, deren Stecklinge zu üppiger Kallusbildung befähigt sind, haben von jeher die Aufmerksamkeit der Praktiker und der wissenschaftlich Arbeitenden auf den Kallus gelenkt³⁾.

Äußere Form des Kallus.

Kommt der Kallus nur als Gewebe von geringer Mächtigkeit zur Entwicklung, so überzieht er die Wundfläche — soweit an ihr kallusbildende Gewebeformen bloßgelegt worden sind — mit einer gleichmäßigen Schicht parenchymatischen Gewebes. Wenn nur einige Gewebeanteile der Wundfläche Kallus zu produzieren imstande sind, so wiederholt der Kallus mit seinem Grundriß natürlich die Form jener Gewebe — wie sehr auffällig an dem ringförmigen, von Kambien gelieferten Kallus oder am sternförmigen Kallus mancher Markzylinder usw. erkannt wird; von beiden wird später noch die Rede sein.

Wuchert der Kallus kräftig, so erhebt sich auf der Wundfläche ein mehr oder minder hohes Gewebepolster, das in seiner Form dem ihm zugänglichen Raum sich anpaßt und ihn schließlich ganz zu füllen vermag: Risse in Holz und Rinde füllen sich mit Kallus, der Raum zwischen

1) HENNINGS, Üb. Pilzabnormitäten (Hedwigia 1901, **40**, 136).

2) MOLISCH, Z. Kenntn. d. Thyllen nebst Beob. üb. Wundheilung in d. Pfl. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl. 1888, **97**, Abt. I, 264).

3) TRÉCUL, Reprod. du bois et de l'écorce (Ann. Sc. Nat. Bot., Série III, 1853, **19**, 157); CRÜGER, Einiges üb. d. Gewebeveränd. bei d. Fortpfl. durch Stecklinge (Bot. Ztg. 1860, **18**, 369); STOLL, Üb. d. Bild. d. Kallus bei Stecklingen (Bot. Ztg. 1874, **32**, 737); RECHINGER, Unters. üb. d. Grenzen d. Teilbarkeit im Pflanzenreich (Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 1893, **43**, 310); KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 92 ff. u. 153 ff.; SIMON, Exper. Unters. üb. d. Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe v. Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, **45**, 351); REUBER, Exper. u. analytische Unters. üb. d. organisatorische Regulation v. *Populus nigra* usw. (Arch. f. Entwicklungsmechanik 1912, **34**, 281). — Die Definitionen über den Begriff Kallus werden von den verschiedenen Autoren verschieden gegeben. Mit der oben vertretenen Auffassung befinde ich mich in Übereinstimmung mit dem allgemeinen Sprachgebrauch (vgl. auch SIMON, a. a. O. 1908); SORAUER nennt Kallus (a. a. O. 1909, **1**, 779) „alles jugendliche Vernarbungsgewebe mit Spitzenwachstum seiner Zellreihen, gleichviel ob es an einer Schnittfläche über oder in der Erde entsteht...“ „Der berindete, verholzende, durch eine innere Meristemzone fortwachsende Kallus“ wird von SORAUER als Überwallungsrand bezeichnet; wir kommen auf Benennungen dieser Art bei Besprechung des Wundholzes (s. u.) zurück. Vgl. ferner die von REUBER gegebene Definition. — Zusammenfassende Berichte bei SORAUER (Handb. d. Pflanzenkrankh., 3. Aufl. 1909, **1**, 779 ff.) und FRANK (Krankh. d. Pfl., 2. Aufl. 1895, **1**, 63); weitere Beiträge bei den in den späteren Anmerkungen genannten Autoren.

Unterlage und Edelreis wird von ihm erfüllt; innere Gewebeerreißungen geben zu Kallusbildungen Anlaß, die die entstandenen Lücken wieder vollkommen ausfüllen, und selbst in angeschnittene Gefäße kann das Kallusgewebe hineinwuchern; seine Oberfläche stellt oft bis in alle Einzelheiten einen Abguß der von ihm überwucherten Flächen dar.

Wichtig ist, daß dem Kallusgewebe niemals eine spezifische Form zukommt. Die üppigen Neubildungen, die beispielsweise an Stecklingen von *Populus* entstehen, nehmen auch dann, wenn sie sich frei entwickeln können, die verschiedensten Formen an und bedecken sich mit großen und kleinen, gesetzlos verteilten Höckern. Dazu kommt, daß die Kallusproduktion in vielen Fällen von vornherein nicht an allen Teilen der Schnittfläche gleich stark erfolgt; oft unterbleibt sie stellenweise sogar ganz. Besonders auffallend durch ihre Form sind die unregelmäßigen, gekrümmten Wucherungen des Stengels von *Lamium orvala* (Fig. 47), die wachsgelben Kallusmassen, die an Stecklingen von *Catalpa syringifolia* entstehen und koralloid verzweigten Zäpfchen gleichen, und ähnliches mehr.

Die Entwicklungsdauer des Kallus schwankt mit den herrschenden äußeren Bedingungen und dem Ernährungszustande des Versuchsubjektes innerhalb sehr weiter Grenzen.

Ursprung des Kallus.

Kallusgewebe kann in allen Organen entstehen, an Wurzeln, Achsen und Blättern, auch an den Organen der Blüten, am Perikarp und an Samen. Doch sind nicht immer sämtliche Teile einer Spezies zur Kallusbildung befähigt.

Ferner können durch Verwundung alle lebendigen Bestandteile der bloßgelegten Gewebe zu Wachstum und Teilung angeregt werden. Zumeist werden allerdings an verwundeten Organen und isolierten Organstücken nur einzelne Gewebeformen zu ansehnlicher Kallusbildung herangezogen.

Die Leistungsfähigkeit der einzelnen Gewebearten ist sehr verschieden. Die Epidermis liefert in den seltenen Fällen, in welchen sie überhaupt in Aktion tritt, nur sehr spärliche Gewebemassen; erheblich leistungsfähiger ist das Grundgewebe; die Hauptmasse des Kallus aber wird bei Wurzeln und Stengelstücken gymnospermer und dikotyler Gewächse vom Kambium geliefert. In vielen Fällen ist dieses sogar das einzige Gewebe, welches imstande ist, Kallus zu produzieren. Bei Wunden der Achsen und Wurzeln kommen nächst dem Kambium die primäre und sekundäre Rinde, bei Achsen ferner noch das Mark in Betracht, die ebenfalls beträchtliche Gewebemassen liefern können — in manchen Fällen bleibt die Rinde hinter dem Kambium kaum zurück.

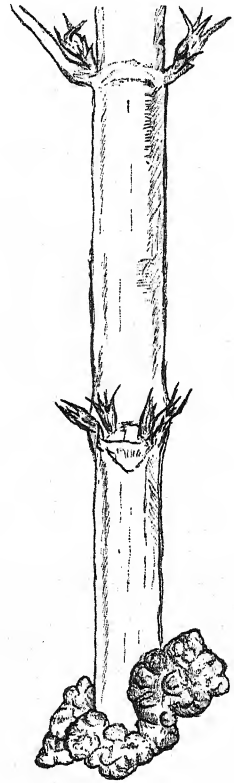


Fig. 47.
Kallusgewebe von
Lamium orvala.

Die Bildung des Kallus erbringt somit den Beweis, daß durch Verwundung nicht nur meristematische Gewebe, wie das Kambium, zu erhöhter und abnormer Tätigkeit, sondern auch die lebenden Zellen der Dauergewebe, wie Rinde, Holz und Mark, zu ergiebigem Wachstum und reichlicher Produktion von Zellen angeregt werden können.

Entwicklungsgeschichte des Kallus.

Die Entwicklungsgeschichte des Kallus wird für die verschiedenen kallusliefernden Gewebe gesondert zu untersuchen sein.

Sehr einfach spielen sich die Vorgänge der Kallusbildung bei vielen Blättern und den Grundgewebsanteilen krautiger Achsen ab.

Eigenartige Zellvergrößerungen füllen nach Verwundung der Interzellularräume den Stengel von *Hippuris vulgaris*¹⁾.

Bei manchen Nymphaeazeen sehen wir nach Verwundung die an Interzellularen grenzenden Zellen zu Fäden auswachsen, die entwicklungsgeschichtlich mit den „inneren“ Haaren durchaus übereinstimmen; die inneren Schleimhaare der *Brasenia peltata* hat GÜRTLER als pathologische, den Wundgeweben vergleichbare Bildungen erkannt²⁾.

Bei den stoffreichen Blättern mancher Monokotyledonen wachsen die Zellen des Grundgewebes mächtig heran: die am Wundrande liegenden Zellen strecken sich senkrecht zur Wundfläche und können sich dabei weit über diese hervorwölben und das Volumen der normalen Mesophyllzellen um sein Mehrfaches hinter sich lassen.

Nirgends fand ich stärkeren Zuwachs als bei den Mesophyllzellen von Orchideenblättern (*Vanda teres*, *Cattleya* u. a.), deren Wundfläche sich mit wahren Riesenzellen bedeckt und durch diese ein schon dem unbewaffneten Auge auffälliges körniges Aussehen bekommt (vgl. Fig. 48 a). Ähnliches fand SPRENGER bei *Bolbophyllum Lopezianum*³⁾. In den großen Zellen liegen abnorm große Zellkerne mit umfangreichen Nukleolen; bei *Vanda teres* beobachtete ich Kerne von 48 μ Durchmesser.

Die abnorm herangewachsenen Zellen, deren Summe in diesen und ähnlichen Fällen den „Kallus“ ausmacht, zeigen im allgemeinen keine bemerkenswerten histologischen Abweichungen von den unverändert gebliebenen Anteilen des entsprechenden Gewebes; zuweilen sind sie chlorophyllärmer als diese, da die Vermehrung der Chromatophoren mit dem Wachstum der Zelle nicht gleichen Schritt gehalten hat oder überhaupt ausgeblieben ist. Eine auffällige Ausnahme machen *Cattleya* und gewiß noch manche andere Orchideen, deren Blattkallus, wie Fig. 48 b zeigt, netzförmige Membranverdickungen ausbildet. Im unteren Teil der Zelle sind die Maschen zwischen den einzelnen Verdickungsleisten eng und diese selbst kräftig entwickelt; am oberen Ende sind die Leisten meist flacher und zuweilen hier und da unterbrochen. Bisher fehlte mir Gelegenheit, eine größere Anzahl anderer Orchideen auf ähnliche Bildungen hin zu untersuchen⁴⁾.

1) WÄCHTER, Wundverschluß bei *H. vulg.* L. (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. I, 1905, 18, 447); LOHSE, Entwurf einer Kritik d. Thyllenfrage usw. (Botan. Arch. 1924, 5, 345).

2) GÜRTLER, Üb. interzelluläre Haarbildungen, insbes. üb. d. sog. inneren Haare d. Nymphaeazeen u. Menyanthoideen. Diss., Berlin 1905, 64.

3) SPRENGER, Üb. d. anat. Bau d. Bolbophyllinae, Diss., Heidelberg 1904.

4) Die von V. BRETFELD (Üb. Vernarbung u. Blattfall, Jahrb. f. wiss. Bot. 1880, 12, 133) konstatierte Neigung vieler Orchideen zur Bildung netzfaseriger Membranverdickungen machen einen positiven Ausfall weiterer Prüfungen wahrscheinlich. Daß

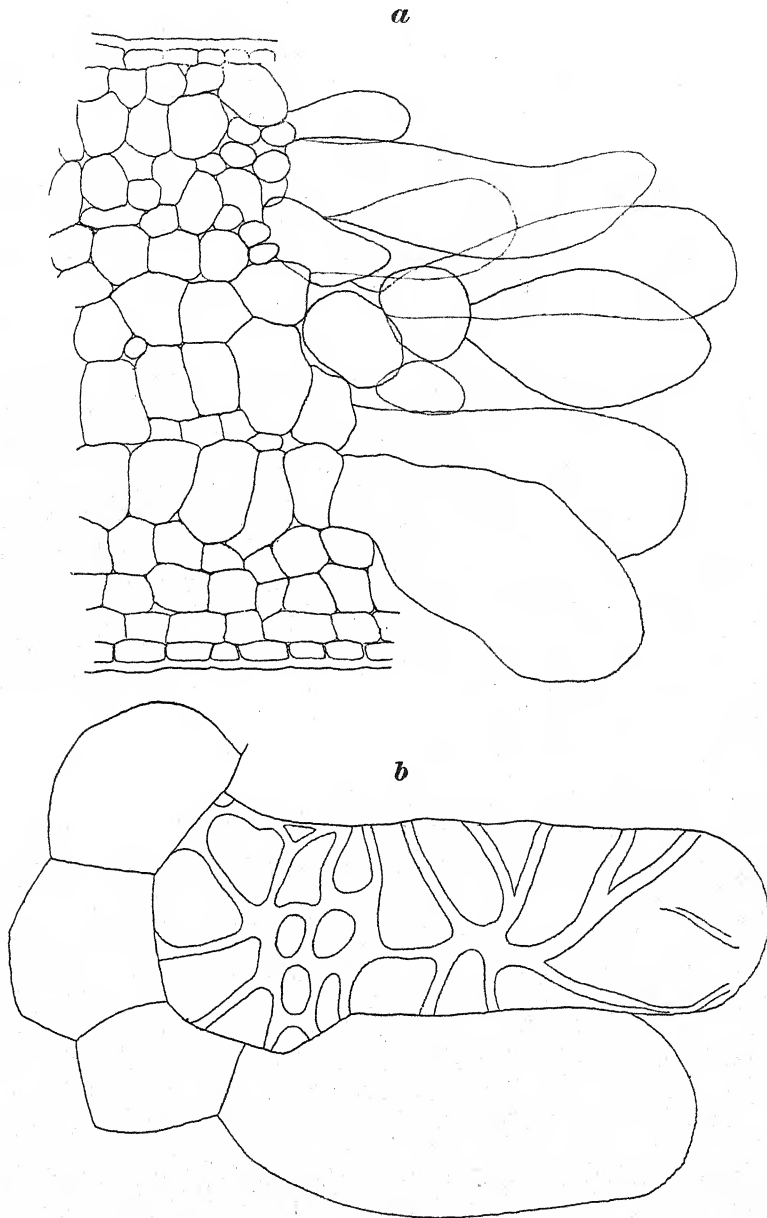


Fig. 48.

Kallusbildung durch Zellenwachstum. *a* Querschnitt durch den Wundrand eines *Cattleya*-Blattes; einige der bloßgelegten Zellen sind zu großen Schläuchen ausgewachsen; *b* einzelne Zelle von demselben Wundrand mit netzförmigen Wandverdickungen.

die Bildung besagter Wandverdickungen sich mit üppigem Wachstum der Zellen kombinieren kann, scheint v. BRETZFELD entgangen zu sein. Vielleicht ist es von äußeren Bedingungen abhängig, ob Wachstum eintritt oder ausbleibt. Kultur im feuchten Raum dürfte auch hier, wie so oft, das Zustandekommen abnorm großer Zellen bedingen oder begünstigen.

An der Entstehung derjenigen Kallusbildung, die nur durch Vergrößerung der der Wundfläche nahe liegenden Zellen zustande kommt, kann sich mit dem Grundgewebe auch die Epidermis beteiligen; den gleichen Modus wie an Blättern beobachten wir an Epidermis und primärer Rinde jugendlicher Achsenstücke. Dabei ist es unmöglich, zwischen denjenigen Fällen und Objekten, bei welchen nur Zellenwachstum beobachtet wird, und denjenigen, bei welchen vereinzelte Zellteilungen oder Teilungen in großer Zahl sich einstellen, prinzipiell zu unterscheiden. Selbst bei Untersuchung der nämlichen Spezies können an gleichen Gewebeformen bald Teilungen die Kallusbildung fördern, bald solche ausbleiben; außer den äußeren Bedingungen ist zweifellos auch der Ernährungszustand des von dem Trauma betroffenen Gewebes von maßgebender Bedeutung, indem dieser bald relativ üppige Kallusmassen zu liefern gestattet, bald es nicht über Zellenwachstum hinauskommen läßt.

„Haarförmige Sprossungen“ sah HABERLANDT an der Basis der Haare gebürsteter und durch die Bürste leicht verwundeter Blätter des *Pelargonium zonale* sich erheben und von den Epidermiszellen sich herleiten; stellenweise waren 10—40 derartige Haare zu einem kleinen Rasen vereinigt ¹⁾.

Sowohl Epidermis als auch Grundgewebszellen sind imstande, bei der Kallusproduktion sich in allen Richtungen zu teilen, wie an Querschnitten, die durch das Blatt gelegt werden, deutlich zu erkennen ist. Die Zellen strecken sich in der Richtung senkrecht zur Wundfläche und teilen sich parallel zu ihr. Wunden und gleichzeitig Bedingungen, welche der Kallusbildung förderlich sind, kommen durch den Fraß minierender Insektenlarven zustande. *Phytomyza ilicis*, deren Larven große „Plätze“ minierend freilegen, veranlaßt die Blätter von *Ilex aquifolium* zu üppigen Kallusbildungen, welche die normale Mächtigkeit des Mesophylls erreichen und übertreffen können und durch Wachstum der Grundgewebszellen senkrecht zur Oberfläche des Blattes zustande kommen; die zahlreichen Zellteilungen sieht man in solchen Kallusbildungen fast alle in einer und derselben Richtung erfolgen ²⁾. Eingehende Mitteilungen über die in Blattminierergängen sich entwickelnden Kallusgewebe und die Beteiligung des Palissaden-, Schwamm- und Leitparenchyms an ihrer Bildung hat GERTZ zusammengestellt ³⁾. Der Umstand, daß gerade in Minierergängen reichliche Kalluswucherungen sich entwickeln, findet vielleicht seine Erklärung in der von BUSCALIONI und MUSCATELLO mitgeteilten Beobachtung, daß — namentlich an sukkulenten und lederartig dicken Blättern — Mesophyll und Epidermis nach wiederholter leichter traumatischer Reizung (Verwundung oder Anätzung mit Silbernitrat) sehr umfangreiche Kallusmassen produzieren können ⁴⁾.

Auffallend umfangreiche und vielzellige Kallusmassen, die fast ausschließlich durch Wachstum parallel zur Blattfläche und durch Teilungen senkrecht zu dieser zustande kommen, liefern die Laubknospen von *Popu-*

1) HABERLANDT, Z. Physiol. d. Zellteilung, 6. Mitteil. (Sitzungsber. Akad. Wiss., Berlin 1921, VIII, 221, 231).

2) Vgl. auch HOFFMANN, R., Unters. üb. d. Wirkung mechan. Kräfte auf die Teilung, Anordnung u. Ausbildung d. Zellen usw. Diss., Berlin 1885.

3) GERTZ, O., Kallus hypertrofier och några i samband därmed stående anat.-fysiol. feihåll. hos minerade blad (Bot. Not. 1918, 121).

4) BUSCALIONI & MUSCATELLO, Contrib. allo studio delle lesioni fogliari (Malpighia 1911, 24, 27).

lus nigra, die quer durchschnitten und in feuchter Luft zur Kallusbildung gebracht werden.

Selten wird man die Ausbildung eines Mesophyllkallus zu solcher Mächtigkeit heranwachsen und seine Neigung zur Bildung vielzelliger, reich verzweigter Zellenfäden so stark betont sehen wie in den Wunden, die bei Entstehung der Frostblasen in die Blätter des Buchsbaums gerissen werden (vgl. Fig. 49): die Fäden nehmen von dem oberen, lebend gebliebenen

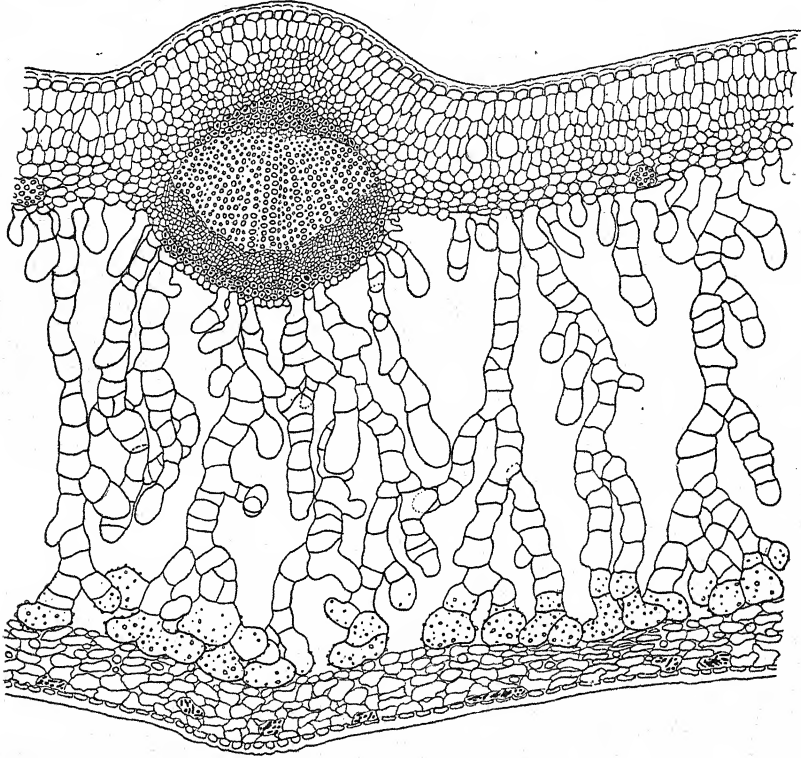


Fig. 49.

Fädiger, vielzelliger Mesophyllkallus in einer Frostblase von *Buxus sempervirens*. Oben und unten mehrere Schichten des Mesophylls (die unteren sind abgestorben), dazwischen sehr lange verzweigte Kallusfäden. Nach SOLEREDER.

Anteil des Mesophylls und dem die Leitbündel umgebenden Gewebe ihren Ursprung, durchwachsen, wie SOLEREDER¹⁾ mitteilt, senkrecht oder auch parallel zur Blattfläche den Hohlraum der Blase und schieben sich sogar in die Interzellularräume der unteren toten Mesophyllhälfte vor. — Zu ganz ähnlichen Fadenbildungen wird das Mesophyll von *Buxus* auch durch künstlich angebrachte Verwundungen angeregt.

Ähnliche fadenförmige Proliferationen entstehen aus Fruchtgewebe; ich glaube hier die „Wollstreifigkeit“ der Äpfel einreihen zu sollen. Nach

1) SOLEREDER, Üb. Frostblasen u. Frostflecken an Blättern (Zentralbl. f. Bakt. Abt. II, 1904, 12, 253).

SORAUER¹⁾ wachsen an der Innenwand der Kernhauskammern streifenartige Zellgruppen zu dichten „wolligen“ Büscheln fadenartig verlängerter Zellreihen aus (Fig. 50); ebenso wie mit dem Kallusgewebe haben sie — histologisch und ätiologisch — wohl viele Eigentümlichkeiten mit den Intumescenzen, z. B. den des Leguminosenperikarps gemeinsam (s. o. p. 67).

Besondere Erwähnung verdienen noch die umfangreichen Kalluswülste, die an Schnittwunden der stärkereichen Kotyledonen der Legu-

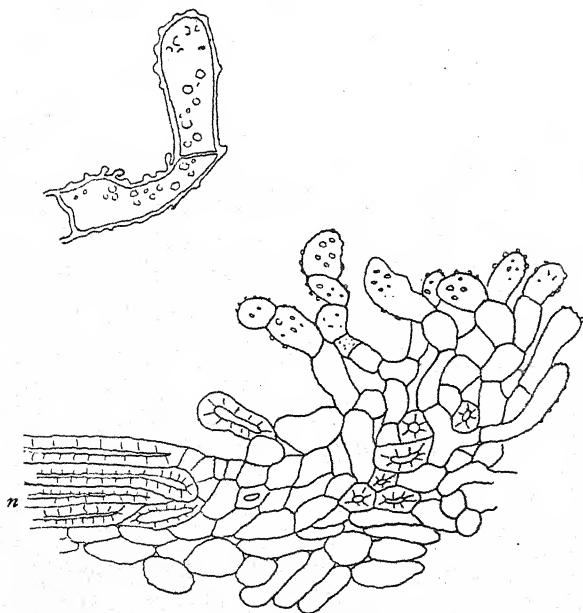


Fig. 50.

Wollstreifen des Apfelkernhauses. Rechts faden-ähnliche Zellwucherungen; n normales Gewebe. Auf der Außenseite der Membranen (Fig. links) sind tropfenähnliche Protuberanzen (Pektinwärtchen) sichtbar. Nach SORAUER.

minosen nach deren Lösung von der Achse entstehen. Besonders kräftig wird der Kallus in nächster Nähe der Leitbündel (NAKANO). Sehr zellenreich sah ich ihn bei *Vicia* werden; auch hier strecken sich die unter der Schnittfläche liegenden Zellen senkrecht zu dieser und teilen sich wiederholt ohne erkennbare Gesetzmäßigkeit²⁾. —

Ebenso wie Epidermis und Grundgewebe des Blattes verhalten sich hinsichtlich der Kallusbildung die primären Gewebe der Achsen. Die Beteiligung der Epidermis bleibt eine schwache (Achsen von *Ricinus* u. a.³⁾); das Gewebe der primären Rinde aber kann kräftig wuchern (Stecklinge von

Salix usw.), so daß der Kallus als glitzernder Belag schon für das unbewaffnete Auge erkennbar wird. Die unter der Wundfläche liegenden Zellen

1) SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh. 3. Aufl., 1909, **1**, 324. „Bei Beschreibungen der Apfelsorten findet sich als Merkmal hier und da der Ausdruck „Kernhaus zerrissen“. Den beigegefügtten Abbildungen nach soll damit ein Zustand der pergamentnen Fruchtblätter angedeutet werden, bei welchem die Innenwände der Kammern der Kernhäuser nicht eine gleichmäßig glatte und feste, sondern eine von weißwollig erscheinenden, schräg von innen nach außen aufsteigenden Streifen durchzogene Fläche darstellen.“

2) Weitere Angaben über den Kallus an Blättern auch bei MASSART, a. a. O.; BLACKMAN & MATTHAEI, On the reaction of leaves to traumatic stipulation. (Ann. of Bot. 1901, **15**, 553); ADERHOLD, Üb. d. Sprüh- und Dürffleckenkrankheit des Steinobstes. (Landw. Jahrb. 1901, **30**, 771); BUSCALIONI & MUSCATELLO, Contrib. allo studio delle lesioni fogliari (Malpighia 1911, **24**, 27); SCHNEIDER-ORELLI, Die Miniergänge von *Lyonetia clerkella* u. d. Stoffwanderung in Apfelblättern (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1909, **24**, 158); NAKANO, H., Untersuch. üb. Kallusbildung u. Wundheilung bei Keimpflanzen I, II (Ber. d. D. bot. Ges. 1924, **42**, 261, 267).

3) Vgl. MASSART, Rech. s. la cicatrization chez les végét. (Mém. cour. etc. Acad. Belgique 1898, **57**).

strecken sich senkrecht zu dieser und teilen sich wiederholt durch unregelmäßig orientierte Wände. Entwicklungsgeschichtlich zusammengehörige Reihen von Zellen kommen hier im allgemeinen nicht zustande. Vorwiegend tangentiale Zellteilungen beobachtete ich zuweilen in der primären Rinde jugendlicher *Sambucus*-Sprosse.

Die Leitbündel der Achsen krautiger Pflanzen nehmen nach SCHILLINGS Untersuchungen an Flachs und Hanf¹⁾ in der Weise an der Bildung von Wundgewebe teil, daß die im primären und sekundären Xylem liegenden verholzten Anteile (außer den Gefäßen) sich entholzen, dünnwandig und zu ergiebigem Wachstum und reger Teilung befähigt werden.

Auf die an Kukurbitazeenstengeln beobachteten Erscheinungen (ZIMMERMANN) wird später zu verweisen sein. —

Am häufigsten auf Kallusbildung untersucht worden sind die Achsen der Holzgewächse — Stengelstücke von *Populus*, *Salix*, *Rosa* usw. — an deren Quer- und Längsschnittwunden, Ringelungen usw. namentlich dann, wenn die Objekte in feuchter Luft sich befinden, eine überaus energische und auffallende Kallusbildung zu erfolgen pflegt.

Ähnliche Leistungsfähigkeit wie den Achsen kommt hinsichtlich der Kallusbildung den Wurzeln vieler Pflanzen zu.

Bei Organen oder Organstücken beiderlei Art spielt das Kambium als Kallusbildner eine hervorragende Rolle, doch können auch andere Gewebe wie Rinde und Mark an der Kallusproduktion sich beteiligen.

Zunächst soll uns die Entwicklung des vom Kambium gelieferten Kallus beschäftigen.

Stellt man Stecklinge von *Populus nigra* u. a. in Wasser und überdeckt sie mit einer Glocke, so daß ihr oberes Ende sich in feuchter Luft befindet, so treten in den Kambiumzellen nahe der oberen Wundfläche sehr bald Teilungen ein: die Kambiumzellen septieren sich durch Wände senkrecht zu ihrer Längsachse und liefern somit kurze prismatische Elemente, die ihrerseits bei sehr kräftigem, in der Richtung des Radius erfolgreichem Wachstum durch tangentiale Wände sich außerordentlich lebhaft teilen und ein abnorm intensives Dickenwachstum des Stecklings in der Nähe der Wunde herbeiführen²⁾.

Fig. 51 stellt einen Längsschnitt durch das obere Ende eines schief zugeschnittenen³⁾ Stecklings dar. Auf seiner Schnittfläche hat sich bereits ein mächtiger Kallusring (K) entwickelt. Das Kambium ist durch die

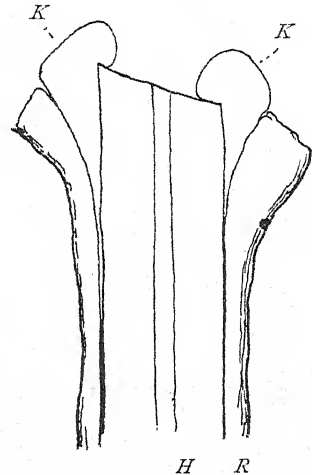


Fig. 51.

Kambialkallus. Längsschnitt durch das kallustragende Ende eines Stecklings von *Populus*. Bei K—K haben sich aus dem Kambium ansehnliche Kallusmassen entwickelt. H Holz, R Rinde.

1) SCHILLING, Ein Beitrag z. Physiol. d. Verholzung u. d. Wundreizes (Jahrb. f. wiss. Bot. 1923, 62, 528).

2) Vgl. die entwicklungsgeschichtlichen Angaben von STOLL (a. a. O. 1874) und DE VRIES, Üb. Wundholz (Flora 1876, 59, 2).

3) Die Untersuchung der Kambiumprodukte wird erleichtert, wenn man auch an schief zugeschnittenen Stecklingen Querschnitte anfertigt (vgl. Fig. 51 u. 52).

Verwundung zu außerordentlich reichlicher Zellteilung angeregt worden: nicht nur unmittelbar an der Schnittfläche, sondern auch noch in beträchtlichem Abstand unter dieser ist ein abnorm lebhaftes Dickenwachstum eingetreten, das an der Schnittfläche am stärksten, nach unten zu immer schwächer sich betätigt, so daß der Steckling an seinem oberen Ende kegelförmig aufgetrieben erscheint. Den Keil, der sich zwischen Xylem und Phloëm gebildet hat, können wir mit TH. HARTIG als „Lohdenkeil“

bezeichnen¹⁾. Oben an der Schnittfläche dringt das neu entstandene Gewebe (*K*) als Ringwulst hervor.

Die anatomische Untersuchung zeigt, daß beim Zustandekommen der Neubildung die Kambiumzellen sich in derselben Weise geteilt haben wie unter normalen Verhältnissen: der Lohdenkeil besteht aus radialen Reihen von Zellen, deren entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit sich überall ohne weiteres übersehen läßt, ausgenommen in den obersten Zellenlagen und dem vorgewölbten Ringwulst, in welchem meist Zellteilungen in allen möglichen Richtungen, aber keine gesetzmäßige Reihenordnung mehr sich erkennen lassen. Schnitte durch sehr jugendliche Kallusgewebe zeigen aber, daß hinsichtlich der Richtung der ersten Teil-

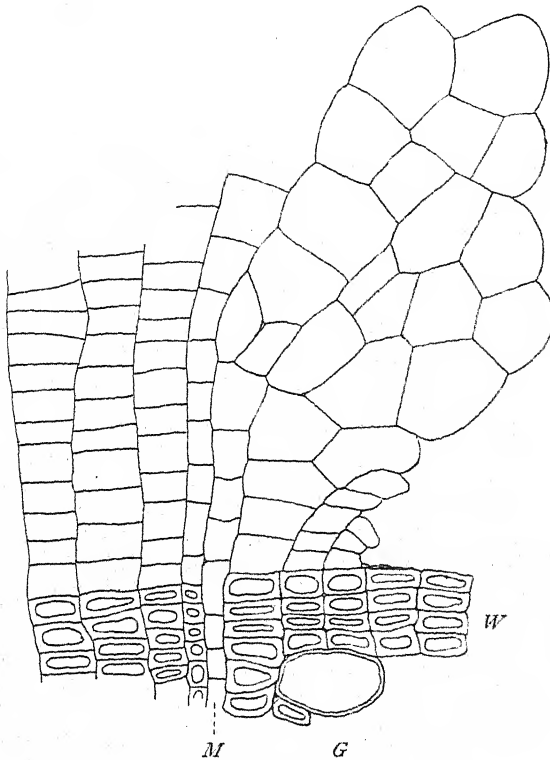


Fig. 52.

Kambialkallus. Querschnitt durch das kallustragende Ende eines schief angeschnittenen Stecklings von *Populus*: unten Xylem mit Gefäß (*G*) und Markstrahl (*M*), oben großzelliger Kallus. Bei *W* die Schnittfläche.

lungen keine Abweichung vom Normalen vorliegt: die septierten Kambiumzellen teilen sich parallel zur Längsachse in tangentialer Richtung; in den Produkten ihrer Teilungen entstehen später Querwände wechselnder Orientierung. Fig. 52 veranschaulicht das Gesagte: die unmittelbar an der Schnittfläche (*W*) anliegenden Kambiumzellen sind zugrunde gegangen; die nächstfolgenden haben — durch Teilungen in tangentialer Richtung — einige wenige Zellen geliefert, die nächsten haben sich vielmals geteilt. Die Anordnung der Teilungsprodukte läßt die entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit

1) HARTIG, Lehrb. f. Förster, 9. Aufl., 1, 227).

noch erkennen: die äußeren Teile dieser reihenförmigen Komplexe, in welchen Querteilungen nach den verschiedensten Richtungen erfolgt sind, helfen bereits den außen sichtbaren Kalluswulst bilden, ihre inneren, dem Xylem benachbarten Teile stellen noch regelmäßige Reihen mit durchweg parallelen Wänden dar. Von den folgenden Zellenkomplexen — links in der Figur — sind nur noch die inneren regelmäßigen Abschnitte auf der Zeichnung dargestellt. Diese zeigt zugleich, daß sich die Zellen des Markstrahlmeristems in derselben Weise an der Kallusbildung beteiligen können wie die benachbarten septierten Kambiumzellen.

Ganz ähnliche Zellenteilungen wie an Querschnitten machen die Zellen des Kambiums unter dem Einfluß von schief liegenden oder längs verlaufenden Wunden durch; die Richtung, in welcher neue Zellen vom Kambium produziert werden, ist immer dieselbe und entspricht der Teilungsrichtung, in welcher auch bei der normalen Gewebebildung die Kambiumzellen sich teilen. Später freilich können die Abkömmlinge des Kambiums in allen Richtungen sich teilen.

Die nächste Abbildung (Fig. 53) stellt den üppig entwickelten Lohdenkeil (*C*) einer Ulme im Längsschnitt dar. Soweit die Zellen in deutlich erkennbaren Reihen liegen, sind diese in der Figur als Kurven im Lohdenkeil eingetragen. Die untersten (innersten) dieser Kurven sind nur schwach oder kaum gekrümmt, die oberen (äußeren) dagegen recht stark. Da die Zellen des Lohdenkeils nicht nur in radialer Richtung wachsen, sondern auch in der Richtung der Längsachse, erklärt es sich, daß die radialen Zellenreihen

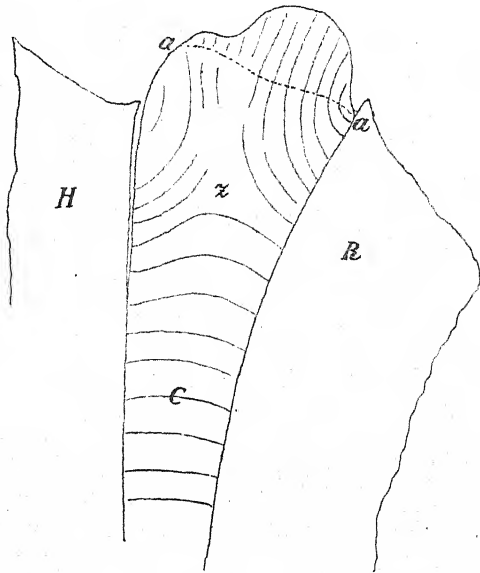


Fig. 53.

Kambialkallus. Längsschnitt durch den Lohdenkeil einer Ulme, *H* Holz, *R* Rinde, *C* der aus dem Kambium hervorgegangene „Lohdenkeil“. Vgl. im übrigen den Text.

sich nach der Schnittfläche zu vorwölben, bis sie schließlich zerreißen, wie bei *z* in der Figur. Von dieser Reißstelle an sind die Zellteilungen sehr unregelmäßig; bei dem dargestellten Kallus der Ulme lassen sich immerhin noch die nach außen gewandten Zellenreihen deutlich erkennen.

Die weitere Vergrößerung der Kallusgewebe wird oft durch Auftreten einer neuen meristematischen Zone in ihm vermittelt, deren Lage verschieden sein kann. In Fig. 53 ist bei *a*—*a* eine solche angedeutet.

Wie die Kambiumzellen selbst verhalten sich auch die Zellen der jüngsten Rindenschichten — von jenen nicht immer scharf zu trennen — die dasselbe kurzellige Parenchym liefern wie die kambialen Elemente. Die Koniferen, soweit bis jetzt untersucht, nehmen insofern noch eine Sonderstellung ein, als bei ihnen auch die jüngsten unverholzten Elemente

des Holzkörpers durch den Wundreiz zu analogen Veränderungen angeregt werden: sie septieren sich und liefern Parenchymzellen¹⁾. Fig. 54 zeigt auf einem Tangentialschnitt, der oberhalb einer Ringelwunde von *Abies cephalonica* geführt ist, oben normale Tracheiden mit Hoftüpfeln, unten die durch Segmentierung der jungen Holzelemente entstandenen parenchymatischen Zellen mit unbehöften Tüpfeln. Den Übergang zwischen beiden Zonen vermitteln einige Zellen, die in ihrem oberen Teil den Charakter der Tracheiden, unten dagegen die Tüpfelung der Parenchymzellen zeigen.

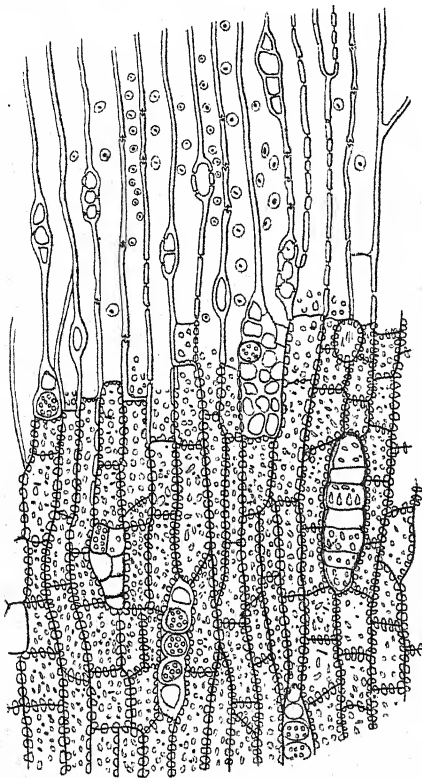


Fig. 54.

Wirkung der Verwundung auf die jungen Holzzellen bei *Abies cephalonica*; tangentialer Längsschnitt vom oberen Wundrand einer Ringelwunde; oben normale Tracheiden, unten (dem Wundrand nahe) Parenchym, in der Mitte einige Zellen, die oben Tracheidencharakter zeigen, unten den der Holzparenchymzellen. Nach MÄULE.

Markstrahlen (zumal den der Rinde) gelieferten Kallusgewebes stellen die „Mondringe“ oder „Markflecken“ (Markwiederholungen, Zellgänge) dar, die

Die sekundäre Rinde nimmt nicht nur mit ihren jüngsten Elementen, von welchen eben die Rede war, sondern zuweilen mit allen ihren Schichten oder wenigstens mit den letzten Jahrgängen an der Kallusbildung teil. Von allen Stecklingen, die ich untersuchte, bildeten die von *Populus* den reichlichsten Rindenkallus. Auch hier entstehen durch tangentielle Zellteilungen regelmäßig radiale Reihen, die sich an der Schnittfläche wulstartig vorwölben, so wie es für den Kambiumkallus anzugeben war (vgl. Fig. 55).

Der Rindenkallus verschmilzt meist mit dem benachbarten Kambiumkallus zu einem einheitlichen Gewebewulst, so daß sich ohne mikroskopische Untersuchung oft nicht bestimmen läßt, welcher Anteil eines Kallus der Rinde bzw. dem Kambium zukommt, und ob überhaupt die erste tätig war oder nicht²⁾.

Bei Pflanzen mit markständigem Phloëm lassen sich durch Verwundung auch die Zellen des letzteren zur Teilung und Kallusbildung anregen (Beobachtungen an *Eucalyptus*).

Eine wiederholt diskutierte besondere Form des von Kambium und

1) MÄULE, D. Faserverlauf im Wundholz (Bibl. botan. 1895, 33).

2) Auch bei *Populus* ist die Beteiligung der Rinde an der Kallusbildung bei verschiedenen Stecklingen sehr ungleich; oft bleibt sie ganz aus. In einem Falle sah ich den Kambiumkallus nur ganz schwach sich entwickeln, dafür den Rindenkallus überaus reichlich proliferieren.

sich im Holz vieler Nadel- und Laubbäume finden (Fig. 56, 57). Bei *Pinus balsamea* kommen sie in der Weise zustande, daß die Markstrahlen am Übergang vom Herbst- zum Frühjahrholz zu Gruppen dickwandiger, stark getüpfelter Zellen werden, aus welchen neue Markstrahlen hervorgehen, die nicht als unmittelbare Fortsetzung der früheren gelten können, — oder es entsteht im Frühjahrholz ein Steinzellenring; bei *Pinus torinialis* entstehen elliptische Parenchymgruppen im Holz, die ebenfalls den Verlauf der Markstrahlen stören¹⁾. Eine Erklärung für das Zustandekommen der Parenchymnester hat KIENITZ gegeben²⁾: nach ihm (Untersuchungen an *Salix*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Prunus*, *Crataegus*, *Sorbus*) stellen jene nichts anderes dar als Kalluswucherungen, mit welchen sich die von Dipterenlarven in der kambialen Region gefressenen Gänge gefüllt haben²⁾.

Das Mark proliferiert zwar vielfach und gleicht in seiner Befähigung zur Kallusbildung anderen primären Geweben; nur selten aber liefert es so große Gewebewülste wie an den Stecklingen von *Populus*. 10—20 Tage nach

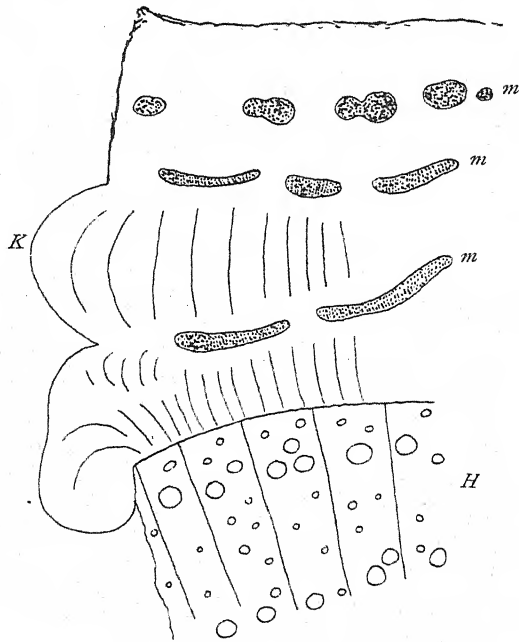


Fig. 55.

Kambial- und Rindenkallus. Querschnitt durch das obere Ende eines (schief geschnittenen) Pappelstecklings. H Holz, m Bastfasergruppen, K Kallus der Rinde, darunter Kallus des Kambiums. Die Zellen des Kallus in regelmäßigen radialen Reihen, die in der Figur durch eingetragene Kurven veranschaulicht sind.

1) KRAUS, G., Mikroskop. Unters. üb. d. Bau lebender u. vorweltl. Nadelhölzer (Würzburger naturwiss. Zeitschr. 1864, 5, 144). Vgl. auch DE BARY, Vergleich. Anat. d. Vegetationsorgane d. Phanerog. u. Farne 1877, 507.

2) KIENITZ, M., Die Entstehung der „Markflecke“ (Botan. Zentralbl. 1883, 14, 21). Vgl. ferner TUBEUF, Zellgänge der Birke u. anderer Laubbäume (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1897, 6, 314), sowie die Abbildung in SORAUER-GRÄBNER, Handb. d. Pflanzenkrankh., 5. Aufl., 1924, 1, 353, Fig. 75. — Nach VÖCHTING (Unters. z. exper. Anat. u. Pathol. d. Pflanzenkörpers 1918, 2, 226 ff.)

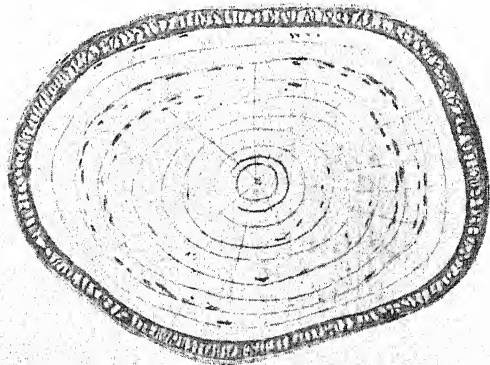


Fig. 56.

Markflecke; Verteilung auf dem Stammquerschnitt von *Salix*. Nach KIENITZ.

der Verwundung wird bei diesen über dem Mark eine scheibenähnliche, meist sternförmig gelappte Kallusmasse sichtbar, die sich oft stattlich vergrößert, die Wundfläche des Xylems überwallend dem Kambiumkallus entgegenwächst und mit ihm sich vereinigen kann. Auf Längsschnitten sieht man, daß die obersten Zellenlagen des Markes nach der Verwundung abgestorben sind, und die nächstfolgenden sich senkrecht zur Wundfläche gestreckt und wiederholt geteilt haben. Auch hier fehlt von vornherein eine bestimmte Teilungsrichtung; geordnete Zellenreihen kommen im allgemeinen nicht zustande.

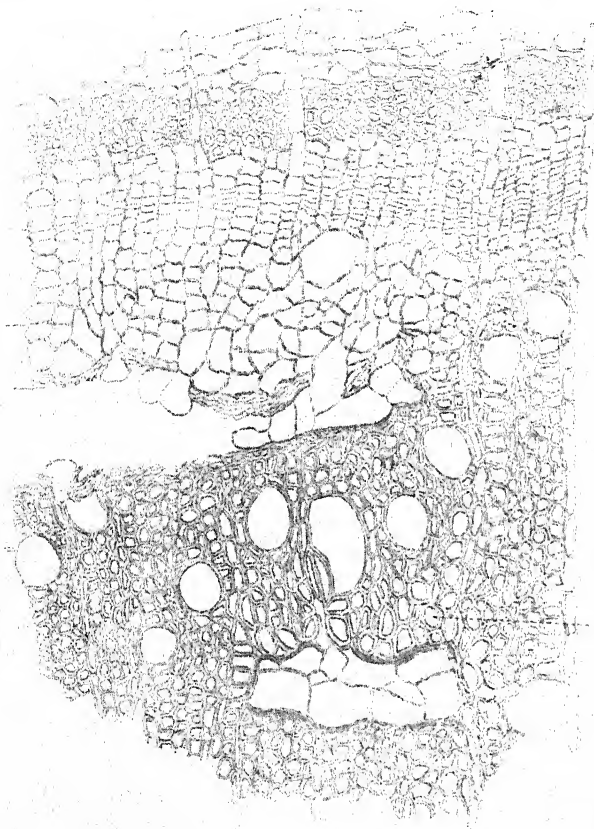


Fig. 57.

Markflecke von *Salix*; Entstehung nach Verletzung der kambialen Region durch Insektenfraß. Nach KLENITZ.

len und ihre Abkömmlinge die Wundfläche des alten Holzes mit einer dünnen Kallusschicht überziehen können.

Weiterhin aber bekommen die Veränderungen, welche die Holzparenchymzellen nach Verwundung erfahren, noch durch ihre Lage in-

Die Besprechung der Zellen des Holzparenchyms ist bis zum Schluß verspart geblieben, da diese hinsichtlich ihrer Beteiligung an der Kallusbildung eine besondere Rolle spielen. Sie sind die einzigen Elemente des alten Holzes, die überhaupt noch wachstums- und teilungsfähig sind, und kommen schon deswegen allein von diesen noch für die Kallusbildung in Betracht. STOLL¹⁾ beobachtete, daß die Holzparenchymzellen von *Passiflora quadrangularis* in die Gefäße hinein- und aus diesen hervorstachen, außerhalb des Holzkörpers sich dann wiederholt teilen und einen zellenreichen Kallus liefern, der sich mit dem des Kambiums und des Markes vereinigt. Fig. 58 zeigt, daß in der Tat die Holzparenchymzel-

treten bei *Salix* auch Markflecke auf, die nicht auf Insektenfraß zurückzuführen sind. Wir kommen später noch kurz auf sie zurück.

1) STOLL (a. a. O. 1874); über die Beteiligung des Holzparenchyms von *Vitis* an der Kallusbildung vgl. TOMPA, Soudure de la greffe herbacée de la vigne (Ann. inst. ampél., Budapest 1900, 1, Nr. 1).

mitten des Holzgewebemassivs und neben den Gefäßen besondere Eigentümlichkeiten, die es rechtfertigen mögen, wenn wir ihren Wachstumsprodukten, den Thyllen, weiter unten ein besonderes Kapitel widmen.

Histologische Struktur des Kallus.

Histologisch sind die Kallusgewebe durch ihre geringe Differenzierung gekennzeichnet. Ist der Kallus spärlich, wie an den Wunden vieler Blätter, so ist von vornherein jede Differenzierung ausgeschlossen. Selbst so zellenreiche Kallusprodukte, wie sie Fig. 49 (Frostblasen) darstellt, bestehen durchweg aus gleichartigen Zellen. Sie unterscheiden sich in diesen und ähnlichen Fällen von den Zellen ihres normalen Mutterbodens durch ihre Größe (vgl. Fig. 49 u. 58) und den schwächer entwickelten Chlorophyllapparat. Daß die Zellen schwach entwickelter Kallusmassen tracheale Ausbildung der Zellwände erfahren, wie es für die oberflächlich gelegenen Zellen des *Cattleya*-Kallus zu beschreiben war (vgl. Fig. 48), ist ein seltener Fall.

Auch bei reichlicher Gewebeproduktion, wie an den Stecklingen vieler Holzgewächse, bestehen die Kalluswülste zunächst durchweg aus gleichartigen Zellen; sie sind vollständig homogen gebaut. Die einzelnen Zellen sind stets dünnwandig und gefüllt mit klarem Plasma und fast immer farblosem Zellsaft. Bei langsam wachsenden Kalluswucherungen ist das Gewebe meist kleinzellig und dicht, nur in den äußeren Zellenlagen sind größere Interstitien sichtbar; bei schnell wachsenden sind die Zellen gewöhnlich groß, locker geschichtet und vollends in den äußeren Schichten durch große Interzellularräume voneinander getrennt. Bei dem Kallus von *Cydonia japonica* u. a. sah ich den Gewebeverband oft so locker werden, daß die Zellen sich fast völlig voneinander lösten.

Werden Kallusgewebe am Lichte belassen, so ergrünen sie: ihre Chloroplasten sind aber stets gering an Zahl, klein und arm an Pigment, die Kalluswülste daher stets nur mattgrün, zuweilen mehr gelb als grün wie bei *Catalpa*.

Bestimmte Gesetze, welche das Größenverhältnis zwischen den Zellen des Kallus und seines Mutterbodens bestimmen, sind nicht erkennbar: bei *Populus* z. B. besteht der Kambiumkallus aus Zellen, die erheblich größer sind als die seines Mutterbodens, während die Produkte des Markes kleiner als die normalen Markzellen sind.

Die Homogenität des Gewebes bleibt, wenn ansehnliche Kallusmassen entstehen, nicht dauernd erhalten; vielmehr machen sich mancherlei Differenzierungen in ihm geltend¹⁾. Vor allem sehen wir einige der

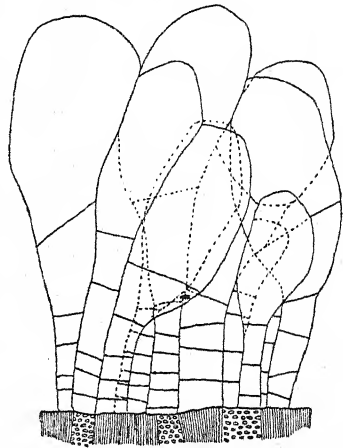


Fig. 58.
Kallusbildung des Holzparenchyms an Stecklingen von *Populus nigra*. Nach SIMON.

¹⁾ Vgl. z. B. STOLL, a. a. O. 1874; KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 164 ff.; SIMON, a. a. O. 1908.

Kalluszellen — namentlich in den inneren Schichten des Kallus — durch netzförmige Verdickung und Verholzung ihrer Wände sich zu Tracheiden umwandeln. Sehr deutlich läßt sich ihre Bildung am Kallus von Pappelstecklingen verfolgen. Die großlumigen, zartwandigen, regellos orientierten Parenchymzellen umschließen hier und da vereinzelte Tracheiden mit netzförmig verdickten Wänden. Während in dem Lohdenkeil, besonders in seinem untersten Teil, sehr zahlreiche Zellen trachealen Charakter annehmen (Fig. 79), sind in dem äußeren Kalluswulst Tracheiden zunächst relativ selten. Ihre Verteilung in dem undifferenzierten Gewebe ist regellos. Allerdings sind meist die unteren, der Ursprungsstelle des Wulstes nahen Schichten reicher mit Tracheiden ausgestattet als die äußeren. Die

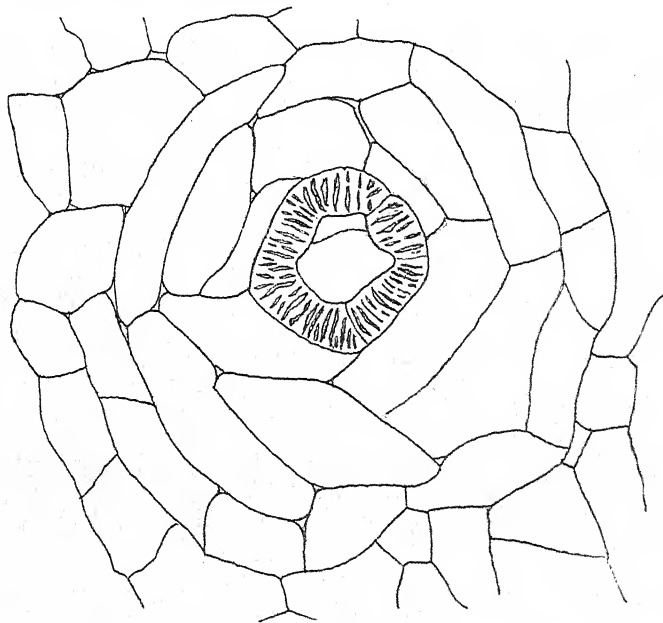


Fig. 59.

Gewebeifferenzierung im Kallusgewebe (*Beta*). Zwischen dünnwandigen Parenchymzellen liegen tracheale, zu einem ringförmigen System verbundene Zellen.

Tracheiden haben naturgemäß dieselben wechselnden — rundlichen und eckigen — Formen wie die Zellen des Kallus überhaupt, stellen also Parenchymzellen dar. Durch Umdifferenzierung mehrerer benachbarter Kalluszellen kommen Tracheidengruppen zustande, die als isolierte Xylemkerne im Kallusgewebe liegen, später aber miteinander in Verbindung kommen können, indem sich die zwischen ihnen liegenden Zellen des Kallus ebenfalls zu Tracheiden umwandeln. Wir werden auf diese Xylemkerne und -streifen später bei Besprechung des Wundholzes zurückkommen.

Kallusgewebe, das durch die Mannigfaltigkeit der Tracheidenformen überrascht, läßt sich an *Beta*-Wurzeln jederzeit leicht erzeugen. Durch Fusion benachbarter Elemente entstehen oft wunderliche tracheale Gruppen. In Fig. 59 ist ein ringförmiges System trachealer Elemente dargestellt.

Von kribralen Elementen ist zur Zeit, in welcher die hier beschriebenen trachealen sich im Kallus differenzieren, nichts zu sehen.

Die Nachbarschaft der trachealen Zellen oder Zellgruppen zeigt hinsichtlich der Form und des Verbandes ihrer Zellen zunächst keine Besonderheiten. In späteren Stadien werden Teilungen in nächster Nähe der trachealen Einschlüsse erkennbar, die wohl als Vorbereitung zur Bildung von Prokambialsträngen oder kribralen Elementen zu betrachten sind (Fig. 59).

Die Zellen der oberflächlichen Schicht des Kallus werden bei *Populus*-Stecklingen und vielen ähnlichen Objekten niemals zu Tracheiden. Daß der Kallus der Orchideenblätter sich in diesem Punkte anders verhält, war schon früher zu erwähnen (vgl. Fig. 48).

Nicht nur die Derivate des Kambiums können zu Tracheiden werden, sondern auch der aus sekundärer Rinde und Mark entstandene Kallus ver-

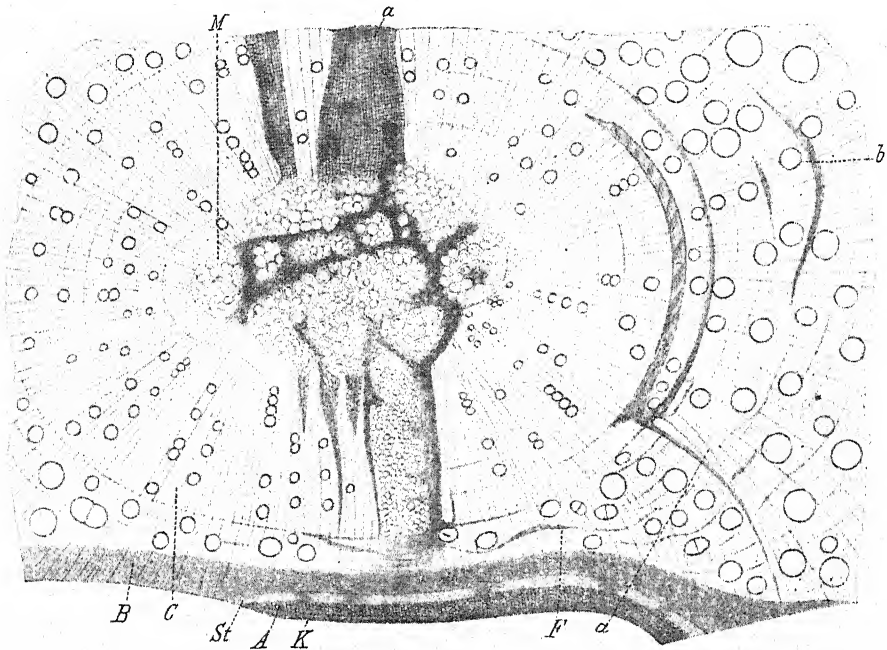


Fig. 60.

Dilatationsgewebe aus dem Stamm von *Caulotretus heterophyllus*; *M* das Mark. *C* Zentralholz, *F* Flügelholz, *B* Bastzone, *St* Steinzellenring, *K* Kork, *A* Zone zwischen Steinzellen- und Korkgewebe, *a* und *b* wucherndes kallusartiges Gewebe. Nach WARBURG.

mag dieselben Elemente zu bilden. Dieselbe Differenzierung erfährt der Kallus verletzter Kotyledonen (*Vicia* usw.) ebenso wie der Kallus der Blattstiele (Untersuchungen an *Salix* und *Populus*), der Wurzeln (*Taraxacum*) u. a.

Wenn Sproßstecklinge von *Populus* in mäßig feuchter Luft gehalten werden (65–70% Luftfeuchtigkeit), differenzieren sich manche Zellen in ihm — namentlich in seinen äußeren Schichten — zu Steinzellen mit getüpfelten, bald mehr, bald minder stark verdickten Membranen, die ebenso zu Gruppen vereinigt erscheinen können wie die Tracheiden; die Steinzellgruppen können wachsen, indem sich die ihnen anliegenden, zunächst noch dünnwandigen Parenchymzellen zu ebensolchen Steinzellen

umdifferenzieren. SIMON, der auf diese Zellenformen aufmerksam gemacht hat¹⁾, beschreibt die Übergänge, welche rundlich und isodiametrisch gestaltete Steinzellen mit faserartig lang gestreckten, dickwandigen Elementen verbinden. Rindenkallus und Markkallus sind ebenso wie der vom Kambium gelieferte zur Produktion von Steinzellen befähigt. Dieselben dickwandigen Elemente fand VOGES im Wundgewebe der durch Hagelschlag geschädigten *Pirus*-Zweige²⁾. Steinzellen fand STOLL (a. a. O.) im Kallus von *Camellia japonica*, WYNEKEN im Kallus der Blätter von *Ilex aquifolium*³⁾.

Als Kallusgewebe, die nach „physiologischer“ Verwundung entstehen, sind die Füllmassen aufzufassen, die nach Sprengung des mechanischen Ringes vieler dikotyler Achsen in die Lücken hineinwuchern; ihre Zellen werden dickwandig, und der fragmentierte Bastfaserring wird durch die neu entstandenen Steinzellen zu einem „gemischten mechanischen Ring“ ergänzt⁴⁾. Sie sind ebenso rein parenchymatisch, wie die an „pathologischen“ Wunden wuchernden Kallusmassen.

Im histologischen Aufbau, mit seinem proliferierenden Wachstum und der bindenden Kraft, mit der es auf die benachbarten Gewebemassen wirkt, gleicht auch das „Dilatationsgewebe“ der Lianenstämme dem Kallus. Über seine Entwicklungsgeschichte haben namentlich WARBURG, SCHENCK und LÖFFLER⁵⁾ berichtet. Daß auch den ersten Entwicklungsstadien des Dilatationsgewebes ein irgendwie geartetes Trauma vorausginge, kann keineswegs als erwiesen betrachtet werden, soll aber gleichwohl hier als eine zu erneuter Prüfung einladende Vermutung geäußert werden.

Auch die von VÖCHTING (s. oben p. 90) beobachteten Markflecken, die nach dieses Forschers Meinung nicht auf Insektenfraß zurückführbar sind, gehen vielleicht auf irgendwelche Gewebeerreißungen zurück, die ihrerseits die Wirkungen der in verkehrt gepflanzten Sprossen auftretenden nicht näher analysierten Bedingungen sein mögen.

Weiterhin stellt die Entwicklung eines Hautgewebes einen auffälligen Differenzierungsvorgang am Kallus dar. Auch diesen können wir gut am Kallusgewebe der Pappelstecklinge studieren. Die äußersten Lagen des Kallus unterscheiden sich von den inneren zunächst durch das größere Volumen der einzelnen Zellen: diese sind blasig oder lang schlauchförmig aufgetrieben. Ihre Wände, soweit sie mit der Luft in Berührung stehen, geben die Reaktion verkorkter Häute, indem sie Sudan III reichlich aufnehmen, und färben sich gleichzeitig mit Phlorogluzin und Salzsäure wie verholzte Membranen; dieser Reaktion liegt offenbar eine ähnliche oder dieselbe Substanz zugrunde, welche als „Wundgummi“ in den verschiedensten Pflanzen, in Wundgeweben der verschiedensten Art auftritt und bei Besprechung des Schutzholzes uns noch beschäftigen wird. Bei

1) SIMON, a. a. O. 1908, 359, 454.

2) VOGES, Üb. Regenerationsvorgänge nach Hagelschlagwunden an Holzgewächsen (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II 1913, **36**, 532).

3) WYNEKEN, Z. Kenntn. d. Wundheil. an Blättern. Diss., Göttingen 1908.

4) Vgl. z. B. GÄDECKE, D. Füllgewebe d. mechan. Ringes. Diss., Berlin 1907; dort weitere Literatur.

5) WARBURG, O., Üb. Bau u. Entwicklung d. Holzes von *Caulotretus heterophyllus* (Botan. Zeitg. 1883, **41**, 617); SCHENCK, H., Beitr. z. Biol. u. Anat. d. Lianen (Schimpers botan. Mitteil. aus d. Tropen, 4 u. 5); LÖFFLER, BR., Entwicklungsgeschichte u. vergleichend anatom. Untersuchung d. Stammes u. d. Uhrfederranken v. *Bauhinia* (*Phanera*) spec. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1915, **91**, 1).

genauerer Betrachtung fallen auf den Außenwänden der Zellen noch zarte, farblose, tropfenartige Erhabenheiten auf, die offenbar NOACKS „Schleimranken“¹⁾ entsprechen und überhaupt auf den Zellwänden abnormer Gewebebildungen (vgl. Fig. 49 u. 50) häufig sind und auffälligere Dimensionen erreichen, als es an der Oberfläche normaler Zellen der Fall zu sein pflegt; meist haben sie halbkugelige Form oder gleichen gestielten Kügelchen. VÖCHTING nimmt an, daß sie aus Pektinverbindungen bestehen²⁾.

Mit den fingerförmig sich vorstreckenden Zellen, die an der Kallusoberfläche nicht selten wahrgenommen werden, oder den frei hervorragenden Kalluszellfäden ist bereits der Anfang zur Produktion von Haaren gemacht, die VÖCHTING für den Kallus der Kohlrabiknollen näher studiert hat³⁾; einige Formen sind in Fig. 61 *a—d* wiedergegeben: sie zeigen teils die Formenwillkür der wuchernden Kallusgewebe (*b, c*),

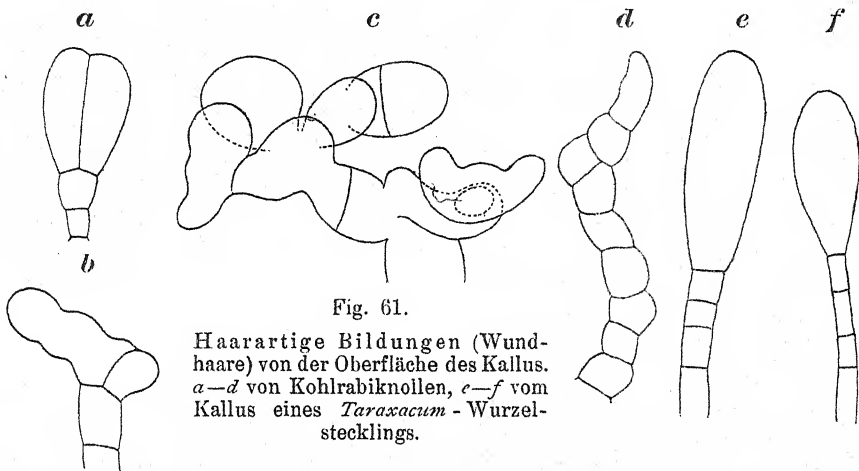


Fig. 61.

Haarartige Bildungen (Wundhaare) von der Oberfläche des Kallus. *a—d* von Kohlrabiknollen, *e—f* vom Kallus eines *Taraxacum*-Wurzelstecklings.

teils erinnern sie in ihrem Bau an die Produkte typischer Epidermen normaler Pflanzenteile (*a, d, e, f*). Ganz ähnliche Wundhaare beschreibt HABERLANDT für verwundete Fruchtknoten von *Oenothera* (vgl. Fig. 117⁴⁾).

1) NOACK, Üb. Schleimranken in den Wurzelinterzellularen einiger Orchideen (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 645); MATTIROLI & BUSCALIONI, Sulla struttura degli spazii intercell. nei tegumenti seminali delle Papilionaceae (Malpighia 1889, **3**). POULSEN, V. A., Bidrag anat. bemerkn. en bladbygning hos nogle Apocynaceer (Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren. 1717, **68**, 299; vgl. Bot. Zentralbl. 1919, **140**, 66). Über das Auftreten derselben Gebilde an den Zellen pathologischer Gewebe vgl. z. B. NYPELS, Notes de pathologie végétale (C. R. Soc. Bot. Belgique 1897, **37**, 246; „prolongements de la membrane cellulaire“); v. ALTEN, Zur Thyllenfrage. Kallusartige Wucherungen in verletzten Blattstielen von *Nuphar luteum* SM (Bot. Zeitg., Abt. II, 1910, **68**, 88). Sehr reichlich scheint sie LOSCH an den kallusartigen Füllungen im Gewebe der Knospenschuppen von *Aesculus* gefunden zu haben (Übergangsformen zwischen Knospenschuppen u. Laubbl. bei *Aesculus hippocastanum* usw. Ber. d. D. bot. Ges. 1916, **34**, 676, 693). Sind die Pektinwarzen mikrochemisch und entwicklungsgeschichtlich vielleicht den „Schleimkügelchen“ vergleichbar, die SOLEREDER an den Mesophyllzellen einiger *Dieffenbachia*-Arten (Beitr. z. Anat. d. Arazeen, Beih. z. Botan. Zentralbl., Abt. I, 1919, **36**, 60, 73) und neuerdings LOHSE (a. a. O. 1924) in verwundeten *Philodendron*-Wurzeln fanden?

2) VÖCHTING, Unters. z. experim. Anat. u. Pathol. d. Pflanzenkörpers 1908, 32.

3) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 90, 91.

4) HABERLANDT, Üb. experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana* (Sitzungsber. Akad. Wiss., Berlin 1921, XL, 695, 709).

An *Taraxacum*-Wurzelstecklingen, die am Sproßpol mit *Bacillus tumefaciens* geimpft worden waren, beobachtete ich „Wundhaare“, die fast durchweg die in Fig. 61 e–f dargestellte Form hatten und einem mit langem Kopf ausgestatteten Drüsenhaare glichen. Ähnliche „Wundhaare“ scheinen bereits BLUMENTHAL und HIRSCHFELD¹⁾ nach ähnlichen Impfungen an *Daucus*, POPOFF²⁾ ohne Impfungen nach Anwendung stimulierender Chemikalien beobachtet zu haben.

Kristalle — Einzelkristalle wie Drusen — sind im Kallus vielfach anzutreffen (z. B. bei *Populus*, *Fagus*, *Corylus* u. v. a.), meistens jedoch in geringerer Menge als in den normalen Geweben; LOHSE³⁾ erwähnt auffallend viel Kristalle für das Wundgebiet bei *Hippuris*. Raphiden finden sich (nach SORAUER) im Kallus von *Fuchsia*. Nach STOLL (a. a. O.) bilden sich Gummigänge bei *Hibiscus reginae*; Bildung von Anthozyan beobachtete ich besonders kräftig im Blattkallus von *Ilex aquifolium*, reich an Stärke ist nach RECHINGER⁴⁾ der Kallus der Wurzeln von *Armoracia rusticana*; im Kallus vieler Laubhölzer fallen die Gerbstoffvakuolen auf. Milchröhren liegen im Kallus von *Taraxacum*-Wurzeln u. a. Zystolithenzellen fanden BUSCALIONI und MUSCATELLO⁵⁾ im Blattkallus von *Ficus elastica* usw.

Die blasen- oder fingerförmigen Zellen der Kallusoberfläche gehen früher oder später zugrunde; dann bildet sich an der Oberfläche des Kallus eine Wundkorkschicht (s. u.).

Von den im Kallus entstehenden Meristemen, welche die mit den erwähnten Tracheidengruppen gelieferten Wundholzanfänge vergrößern, wird weiter unten die Rede sein.

Bedingungen der Kallusbildung.

Wie aus der Praxis längst bekannt, verhalten sich die verschiedenen Gewächse hinsichtlich ihrer Kallusproduktion sehr verschieden. Sowohl die Zeit, deren die verwundeten Gewächse bedürfen, um ihren Kallus zu entwickeln, als auch der Umfang des ausgebildeten Kallus schwanken bei den verschiedenen Pflanzen innerhalb weiter Grenzen.

Sehr rasch entwickelt sich der Kallus z. B. an jugendlichen *Pisum*-Pflänzchen; an Kotyledonen von *Phaseolus* und *Vicia faba* erreicht er unter günstigen Verhältnissen schon wenige Tage nach der Verwundung beträchtlichen Umfang. An Stecklingen von Holzgewächsen ist die Kallusbildung träger: *Sorbus* entwickelt schon vor Ablauf der ersten Woche reichlichen Kallus, auch *Populus*, *Salix* u. v. a. reagieren relativ schnell, während Monate vergehen, bis Stecklinge von *Ostrya* einen mäßig starken Kallusring auf der Schnittfläche zeigen.

Ähnliche Unterschiede bestehen hinsichtlich der Quantität der ausgewachsenen Kallusgewebe. Unter den zahlreichen Holzgewächsen, mit deren Stecklingen ich mich beschäftigte, steht *Populus* obenan: in feuchter

1) BLUMENTHAL & HIRSCHFELD, Unters. üb. bösartige Geschwülste bei Pfl. u. ihre Erreger (Ztschr. f. Krebsforschung 1917, 16).

2) POPOFF, Zellstimulationsforschungen 1924, 1, 107 ff.

3) LOHSE, a. a. O. 1924, 372.

4) RECHINGER, Unters. üb. d. Grenzen d. Teilbarkeit im Pflanzenreich (Verh. zool.-bot. Ges., Wien 1894, 43, 310).

5) BUSCALIONI & MUSCATELLO, a. a. O. 1911; dort weitere Angaben über Differenzierungen im Kallus lederartiger Dikotyledonen-Blätter.

Luft wuchern an der Schnittfläche Gewebemassen von oft mehr als 1 cm Höhe und Breite hervor. Die Stecklinge vieler anderer Holzgewächse bringen nur einen niedrigen Kallusring zustande (*Ulmus*, *Salix*, *Ostrya*, *Quercus* u. a.). Bei *Ulmus* und *Populus* macht sich der von der Wundstelle ausgehende Reiz auch noch in beträchtlicher Entfernung von der Schnittfläche geltend; durch abnorme Teilungstätigkeit des Kambiums wird die Rinde abgespreizt, gelegentlich auch zerrissen. Bei den meisten anderen Holzgewächsen erfolgen reichliche Zellteilungen nur in nächster Nähe der Wundstelle.

Wie sich von vornherein erwarten läßt, wird auch der Ernährungszustand des Untersuchungsobjektes auf die Kallusbildung von Einfluß sein. Vergleichen wir die nährstoffreichen Organe einer Pflanze mit nährstoffärmeren derselben Spezies, so finden wir, daß die ersteren reichlichere Wundgewebe bilden als diese: sehr auffällig ist z. B. der Unterschied zwischen den eiweiß- und stärkegefüllten Kotyledonen vieler Leguminosen (*Vicia*, *Phaseolus* usw.), die an Schnittflächen ihr Gewebe außerordentlich üppig proliferieren lassen, während die dünnen Laubblattspreiten derselben Pflanzen nur schwachen Kallus entwickeln. Denselben Unterschied zwischen Kotyledonen und Laubblättern finden wir bei den Kürbisgewächsen (*Luffa*, *Cucumis* u. a.) usw. Selbstverständlich unterscheiden sich die genannten Organe auch durch andere für die Kallusbildung wichtige Faktoren als den Gehalt an plastischem Material. Daß sich an Blattwunden (Kotyledonen) in unmittelbarer Nachbarschaft der stärkeren Nerven ein üppigerer Kallus bildet als zwischen diesen, läßt sich vielleicht ebenfalls auf ungleiche Ernährungsverhältnisse zurückführen. BUSCALIONI und MUSCATELLO (a. a. O.) fanden, daß isolierte Blätter schwächeren Kallus bilden als die am Sproß noch haftenden. — Ob und innerhalb welcher Grenzen auch künstliche Nährstoffzufuhr von außen — Behandlung mit Zuckerlösung oder ähnlichem — die Kallusbildung nährstoffarmer Organe zu fördern vermag, wurde noch nicht untersucht.

Hinsichtlich der äußeren Bedingungen, welche sich im Experiment nach Belieben modifizieren und in ihrer Wirkung studieren lassen, ist folgendes hervorzuheben.

Vorbedingung für jede Kallusbildung ist die Einwirkung der nötigen Feuchtigkeit auf die verwundeten Gewebe — gleichviel ob in flüssigem oder dampfförmigem Aggregatzustand: sowohl unter Wasser als auch in feuchter Luft kann Kallus gebildet werden, in trockener Luft bleibt die Kallusbildung aus. Viele Gewächse bilden freilich ihren Kallus nur in der feuchten Luft, und bei allen erfolgt die Kallusbildung in feuchter Luft reichlicher als unter Wasser — vermutlich wegen der herabgesetzten Sauerstoffaufnahme¹⁾ und Transpiration in letzterem. — Schwerkraft und Licht entscheiden zwar nicht über Ausbildung bzw. Nichtausbildung des Kallus, wohl aber entwickelt sich dieser in Dunkelkulturen vielfach reichlicher als am Licht (z. B. bei *Populus*); der im Dunkeln gesteigerte Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist vielleicht die Veranlassung hierzu. Selbstverständlich bleibt die auch bei Belichtung schwache Chlorophyllbildung im Dunkeln völlig aus.

Befindet sich ein Steckling mit beiden Enden in feuchter Luft, so entwickelt er an beiden Schnittflächen mehr oder minder reichlichen Kallus.

1) Daß verminderte Sauerstoffzufuhr auf die Entwicklung des Kallus hindernd einwirkt, wird durch SIMONS Versuche (a. a. O. 1908) nicht widerlegt.

Befindet sich das eine Ende in trockener Luft, die nach dem Gesagten keine Kallusbildung zuläßt, so kann sich nur an dem anderen, unter günstigeren Bedingungen befindlichen Pole Kallusgewebe entwickeln. Befindet sich ein Ende in Wasser oder Sand, das andere in feuchter Luft, so ist wiederum das letztere bevorzugt und entwickelt den Kallus. Es sind mir nur wenige Objekte bekannt, welche gleichzeitig auch an dem unter Wasser befindlichen Ende Kallus ansetzen: ein relativ spärlicher „Wasserkallus“ kommt bei den Stecklingen von *Populus* zustande, an dem sich nach meinen Erfahrungen nur das Kambium beteiligt, während Rinde und Mark untätig bleiben. Bei *Sambucus* und *Ligustrum* sah ich unter gleichen Verhältnissen einen Kallus durch Tätigkeit des Rindengewebes unter Wasser entstehen.

Wenn in dem letztgenannten Falle auch an der unter Sand befindlichen Schnittfläche die Kallusbildung ausbleibt, so wird wohl auch hier die gehemmte Atmung und Transpiration schuld sein. Wohl aber tritt unter Sand die Kallusbildung ein, wenn sie dem anderen Ende durch die Einwirkung trockener Luft unmöglich gemacht wird¹⁾. Der jeweils unter günstigeren Bedingungen befindliche Teil wird also bei der Kallusbildung bevorzugt.

Wenn an Stecklingen durch ungünstige Bedingungen die Kallusbildung vorübergehend gehemmt wird, so geht dadurch dem Gewebe die Fähigkeit zur Kallusbildung nicht verloren: an Pappelstecklingen, die gegen 4 Wochen unter Wasser gelegen hatten, sah ich nach ihrer Überführung in die feuchte Kammer Kallusgewebe von dem üblichen Umfang entstehen. Zu gleichen Resultaten kam TITTMANN, der die Schnittflächen eingipste und nach Entfernung des Gipsverbandes ihren Kallus sich entwickeln sah.

Korrelationen bestehen ferner zwischen der Bildung des Kallusgewebes und der Entwicklung von Seitentrieben am Steckling. Es ist mir zwar kein Fall bekannt, in dem die Entstehung eines Kallus infolge reichlicher Seitentriebbildung (günstige Bedingungen im übrigen vorausgesetzt) völlig unterblieben wäre, wohl aber bleibt vielfach seine Entwicklung zugunsten der Seitentriebe zurück.

Bei seinen Untersuchungen über die Wirkung verschiedenen Luftfeuchtigkeitsgehaltes auf die Gewebedifferenzierung fand SIMON zwei qualitativ verschiedene Optima. „Das erste, welches für *Populus nigra* bei 90–94% L. F. liegt, stellt gleichzeitig den Höhepunkt der Tracheidenbildung dar, die wiederum mit abnehmender Luftfeuchtigkeit und steigendem Kalluswachstum rapid zurückgeht, um bei ca. 85% L. F. fast gänzlich zu erlöschen. Bei diesem Feuchtigkeitsgehalt der Luft, dem Optimum des Kalluswachstums, liegt das Minimum der Differenzierungsvorgänge, was sich auch in der schwachen Ausbildung der in den Kallus vordringenden Gefäßstränge dokumentiert. Dann beginnen bei ca. 80% L. F. wieder die direkten Zelldifferenzierungen aufzutreten, jetzt aber in der Form von Sklerenchymzellen, während Tracheiden nur vereinzelt anzutreffen sind. Ihr quantitatives Optimum erreicht diese Sklereidenbildung nun sehr schnell zwischen 70–80% L. F., geht dann aber mit der jetzt stark zunehmenden Wundholzbildung und gleichzeitiger

1) Vgl. auch TITTMANN, Physiol. Unters. üb. Kallusbildung an Stecklingen holziger Gewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, 27, 164).

Abnahme der Massenproduktion des Kallus wieder zurück, während die Stärke der Sklerose der einzelnen Zellen nun ihren Höhepunkt erreicht¹⁾.

Über die polaren Unterschiede, die sich nach Ringelungen an den Wundflächen wahrnehmen lassen, sind seit HALE²⁾ wiederholt Beobachtungen gesammelt worden: der stärkere Kalluswulst entsteht stets am basalen Wundrande der Ringelungswunde, d. h. am oberen Teil der letzteren (vgl. Fig. 62). Auch an isolierten Stengelstücken ist der Unterschied zwischen basalen und apikalen Schnittflächen deutlich. N. J. C. MÜLLER³⁾ fand bei *Salix*, daß nur am basalen Ende Kallus produziert wird, und KNY sah bei *Ampelopsis*-Stecklingen die basalen Pole hinsichtlich der Kallusbildung deutlich bevorzugt⁴⁾. Bei *Populus*-Stecklingen dagegen konnte TITTMANN keine Unterschiede der apikalen und basalen Enden hinsichtlich der Kallusproduktion beobachten⁵⁾, wenn beiden Polen unter gleichen Bedingungen sich zu betätigen Gelegenheit gegeben worden war, und SIMON⁶⁾ glaubt nach erneuter Untersuchung desselben Objektes, etwaige Größendifferenzen der apikalen und basalen Kallusmassen hinsichtlich des Einflusses der Polarität auf ihre Entwicklung mit Vorsicht beurteilen zu sollen: bei Entwicklung im dampfgesättigten Raume fand er anfangs den basalen Kallus stets überlegen, sah ihn aber später seinen Vorsprung oft an den apikalen abgeben; bei geringerer Luftfeuchtigkeit zeigte sich der apikale Kallus von vornherein üppiger.

Bei meinen eigenen Versuchen sah ich an den Stecklingen von Holzpflanzen (*Populus*, *Rosa*) nicht nur dann eine Bevorzugung des basalen Poles gegenüber dem apikalen deutlich werden, wenn die Stecklinge mit einem Ende — aufrecht oder invers — in Wasser standen, und die Kallusbildung an dem benetzten Pole gehemmt wurde, sondern auch⁷⁾ wenn beide Pole unter gleichen äußeren Bedingungen sich befanden. Auch unter solchen sind die Fähigkeiten der

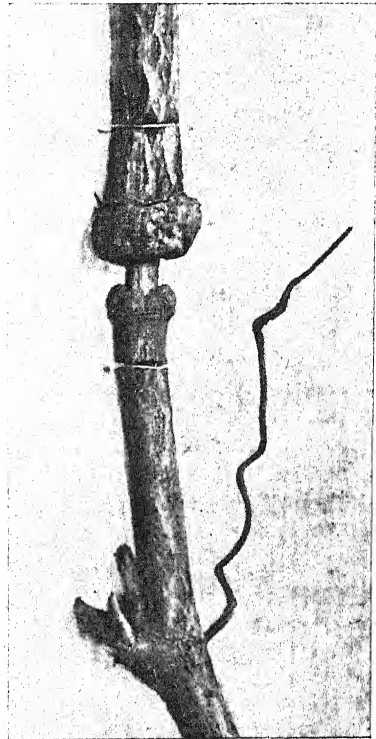


Fig. 62.

Kallusbildung nach Ringelung.
Zweig von *Ampelopsis quinquefolia*
6 Wochen nach der Operation. Nach
KRIEG.

1) SIMON, a. a. O. 1908, 455.

2) HALE, Statik der Gewächse 1748.

3) MÜLLER, N. J. C., Kulturresultate an Weidenstecklingen (Ber. d. D. bot. Ges. 1885, **3**, 159).

4) KNY, Umkehrversuche mit *Ampelopsis quinquefolia* u. *Hedera helix* (Ber. d. D. bot. Ges. 1889, **7**, 201).

5) TITTMANN, a. a. O. 1895.

6) SIMON, a. a. O. 1908, 404 u. a.

7) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 171. Wegen der Kritik, die SIMON an meinen Versuchen übt (a. a. O. 1908, 394, 395), glaubte ich hierauf besonders hinweisen zu sollen.

beiden Schnittenden zur Kallusbildung nicht völlig gleich: der basale Pol ist zu stärkerer Kallusbildung befähigt als der apikale. Um völlig gleiche Bedingungen für beide Schnittflächen zu schaffen, verfuhr ich in der Weise, daß ich Stecklinge horizontal auf feuchten Sand legte und beide Schnittflächen unbedeckt und in feuchter Luft ihren Kallus entwickeln ließ. Auch dann, wenn ich die Stecklinge unter gleichen Bedingungen für beide Pole und ohne Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser zur Kallusbildung brachte — das geschah, indem z. B. fingerlange *Ampelopsis*-Stecklinge in Reagenzgläser geschoben wurden und in horizontaler Stellung und im dampfgesättigten, dunklen Raum sich überlassen blieben —, fand ich, daß die basalen Pole hinsichtlich der Kallusbildung gefördert wurden; die Kallusbildung fällt zwar unter den erwähnten Umständen nicht sehr üppig aus, aber doch reichlich genug, um die Bevorzugung des basalen Poles deutlich werden zu lassen.

Ähnlich wie Stecklinge, die aus den Achsen holziger Gewächse gewonnen sind¹⁾, verhalten sich hinsichtlich der polaren Kallusbildung auch andere Organe.

Blattstiele von *Populus* bilden an dem der Insertionsstelle der Blätter zugewandten Pol einen ergiebigeren Kallus als am Spreitenpol. Ähnliche Befunde teilt NAKANO (a. a. O.) mit. Wie geringelte Zweige verhalten sich Blätter, deren Leitungsbahnen durchtrennt werden. Trennt man bei Kukurbitazeen (*Cucumis*, *Luffa* u. a.) die Keimblätter von der jungen Pflanze ab und schneidet sie quer durch, so bilden sich beim Aufenthalt in feuchter Luft reichliche Kallusgewebe an den Wunden der Blattnerven. Der Unterschied zwischen dem basalen und dem apikalen Pol ist an der Querschnittsstelle unverkennbar: die basalwärts gewandte Wundfläche bildet sehr reichlichen, die apikale sehr spärlichen Kallus. Freilich darf nicht übersehen werden, daß an den basalen Schnittflächen von Blattstielstücken und ähnlichem ein breiteres Wundareal für die Kallusbildung in Betracht kommt als an den apikalen.

Noch deutlicher beobachtete ich analoge Äußerungen der Polarität an Wurzeln (*Taraxacum*), von welchen 2—3 cm lange Stücke in der geschilderten Weise behandelt wurden: fast alle Wurzelstücke entwickeln zunächst am basalen Teil Kallusmasse (also an der dem Wurzelhals zugewandten Seite), während das apikale Ende vorläufig kallusfrei bleibt und erst viel später an der Kallusbildung sich beteiligt. Polarität gleicher Art konstatierte RECHINGER²⁾ auch an Wurzeln anderer Gewächse. Eine auffallende Ausnahme machen nach seinen Untersuchungen die Wurzelstecklinge von *Medicago sativa*: am Wurzelende entsteht ein mächtiger, knollenartiger Kallus, der am Sproßende entwickelte bleibt klein.

2. Thyllen.

Zu den unscheinbarsten Formen, in welchen sich Kallusgewebe zeigen kann, gehören die Thyllen. Als solche bezeichnet man die meist kugeligen Aussackungen³⁾, die bei den verschiedensten Gefäßpflanzen im Lumen

1) Vgl. MOLISCH, Pflanzenphysiol. als Theorie d. Gärtnerei, 4. Aufl. 1921, 228, Fig. 112.

2) RECHINGER, a. a. O. 1894. Vgl. auch FRIEDEMANN, BENDIX, HASSEL & W. MAGNUS, Der Pflanzenkrebserreger (*B. tumefaciens*) als Erreger menschl. Krankheiten (Zeitschr. f. Hyg. usw. 1915, **80**, 114, 129, Kallus an Beta-Wurzeln).

3) *θυλάξ* = Sack; der Terminus Thylle stammt von dem ungenannten Verf. des Aufsatzes von 1845 (s. u.!).

der Gefäße und Tracheiden anzutreffen sind. Sie entstehen dadurch, daß die den Gefäßen anliegenden Parenchymzellen an den Stellen, an welchen sie die dünnwandigen Teile des Gefäßes berühren, in das Lumen des letzteren hineinwachsen. Daß diese Gebilde den Wundgeweben zugerechnet werden dürfen, ergibt sich daraus, daß Verwundung ihre Bildung anregt. Doch darf nicht übersehen werden, daß auch ohne jedes Trauma Thyllen gebildet werden können, die den nach Verwundung entstehenden durchaus gleichen.

Bei ihrer Entstehung sehen wir stets nur einen eng begrenzten Membranteil der beteiligten Parenchymzellen durch Flächenwachstum sich vergrößern: die Lage dieser Membranfelder wird durch das Relief der anliegenden Gefäßwand bestimmt, derart, daß nur die Teile der Parenchymzellenwand auswachsen, die nicht unter den widerstandsfähigen, verdickten Membranteilen des Gefäßes liegen.

Die Kenntnis der Gefäßthyllen reicht auf MALPIGHI zurück, der in den Gefäßen von *Quercus* „ovale und durchsichtige Säckchen“ eingeschlossen fand¹⁾. — Eine sorgfältige anatomische Untersuchung widmete ihnen der ungenannte Autor²⁾ in der Botanischen Zeitung, in dessen Mitteilungen auch die Entwicklung der Thyllen aus den Parenchymzellen eine treffende Darstellung findet. BÖHM³⁾ suchte die Entstehung der Thyllen zuerst durch Ansammlung von Plasma zwischen den Lamellen der Gefäßwandung, deren innerste Schicht zur Membran der Thyllenzelle auswächst, zu erklären und führte sie später auf Ausscheidung von Protoplasmatröpfchen und nachfolgende Verhärtung der letzteren zurück.

Histologie der Thyllen.

Die Form der Thyllen wird vor allem bestimmt durch die Art der Gefäßwandverdickungen. Liegen ringförmige Aussteifungen vor, so kann die benachbarte Parenchymzelle einen Auswuchs mit breiter Basis in das Lumen des Gefäßes sich entwickeln lassen (vgl. Fig. 63); ähnlich liegen die Verhältnisse bei Schraubengefäßen, sofern die einzelnen Windungen nicht zu flach, die dünnen Membranstellen nicht zu schmal sind (vgl. Fig. 64). Liegen Tüpfelgefäße vor, so stehen den wachsenden Parenchymzellen nur sehr enge Eingänge in das Lumen der Gefäße zur Verfügung; der Körper der ursprünglichen Zelle und das neu entstandene Anhangsgebilde sind dann nur durch einen schmalen Isthmus miteinander verbunden (vgl. Fig. 64 und 65). — Die Form der Thyllen wird weiterhin davon abhängen, ob die Parenchymzellen nur an je einer Stelle (Fig. 65) oder an mehreren zugleich ins Gefäßlumen vorwachsen⁴⁾ (Fig. 63), ob also an ein und derselben Parenchymzelle ein oder mehrere Anhängsel entstehen. Ferner ist der disponible Raum im Gefäßinnern von Bedeutung: meist stoßen viele

1) MALPIGHI, *Anatome Plantarum* 1675—1679, Tab. VI, Fig. 21. Vgl. die Übersetzung von MÖBIUS, *Klassiker d. exakten Wissensch.* Herausgeg. v. W. OSTWALD 1901, 120, 7, 32.

2) [WILHELMINE V. REICHENBACH], *Unters. üb. d. zellenartigen Ausfüllungen d. Gefäße* (Bot. Zeitg. 1845, 3, 225).

3) BÖHM, *Üb. Funktion u. Genesis d. Zellen in d. Gefäßen d. Holzes* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1867, 55, Abt. II, 851); *Üb. d. Funktion d. veget. Gefäße* (Bot. Zeitg. 1879, 37, 229).

4) Beobachtungen an *Robinia pseudacacia* bei HABERLANDT, *Üb. d. Bezieh. zw. Funktion u. Lage des Zellkerns bei d. Pfl.* Jena 1887, 73.

Thyllen in demselben Gefäß aufeinander und füllen das Lumen mit einem pseudoparenchymatischen Gewebe, indem sie sich gegenseitig abplatten und polyedrische Formen aufnötigen (Fig. 65 und 66). Ist die Zahl der Thyllen gering, so füllen sie als kugelige Blasen oder zylindrische Schläuche das Gefäßlumen. Komplizierte Formen entstehen, wenn die Thyllen vom ersten Gefäß in ein weiteres hineinwachsen, wie es z. B. TISON¹⁾ für *Hamamelis virginiana* angibt; verzweigte einzellige Thyllen mit den Formen „sprossender“ Zellen sind bei *Cucurbita pepo* häufig. Thyllen, die gegen einen SANIOSchen Balken (s. u.) gewachsen und von diesem zur Verzweigung genötigt worden waren, beobachtete RAATZ (Wurzel von *Pinus silvestris*)²⁾.

Die Größe der Thyllen ist in hohem Maße von dem Raume abhängig, der ihnen zur Verfügung steht. Aus angeschnittenen Gefäßen

wachsen sie zuweilen hervor und erreichen dann beträchtliche Größe. An Schnittflächen von *Platanus*-Stecklingen sah ich sie zu riesigen Schläuchen heranwachsen und die bloßgelegte Fläche des Holzes unvollkommen bedecken (vgl. auch Fig. 58). Andererseits sehen wir, daß sehr oft die Thyllen ihr Wachstum einstellen — lange bevor sie den disponiblen Raum erfüllen; bei *Cucurbita pepo* sieht man manche Gefäße von mächtigen Thyllen erfüllt, während in anderen Gefäßen des nämlichen Gefäßbündels die Thyllen nur zu relativ kleinen Blasen geworden sind und frühzeitig ihr Wachstum eingestellt haben.

Inhalt und Membran der thyllenliefernden Parenchymzellen bleiben im wesentlichen bei der Thyllenbildung unverändert. Der Kern der Parenchymzelle bleibt ungeteilt. In manchen Fällen (*Monstera*) wandert er schon frühzeitig in die Thylle hinüber; bei anderen Pflanzen erscheinen junge Thyllen gewöhnlich kernlos, da der Kern erst in vorgerückten Stadien ihrer Entwicklung die Mutterzelle verläßt³⁾. Die Membranen der Thyllen sind oft sehr dünn; in anderen Fällen beobachtet man mäßige



Fig. 63.
Thyllen. Ringgefäß von *Canna indica* (Längsschnitt). Die links liegende Holzparenchymzelle bildet zwei Thyllen.
Nach MOLISCH.

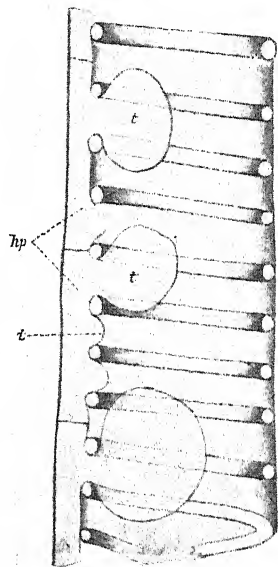


Fig. 64.
Thyllen. Schraubengefäß von *Musa Ensete* (Längsschnitt); die links liegenden Holzparenchymzellen (*hp*) sind zu einer oder zu mehreren Thyllen (*t*) ungleicher Größe ausgewachsen.
Nach MOLISCH.

Thyllenbildung unverändert. Der Kern der Parenchymzelle bleibt ungeteilt. In manchen Fällen (*Monstera*) wandert er schon frühzeitig in die Thylle hinüber; bei anderen Pflanzen erscheinen junge Thyllen gewöhnlich kernlos, da der Kern erst in vorgerückten Stadien ihrer Entwicklung die Mutterzelle verläßt³⁾. Die Membranen der Thyllen sind oft sehr dünn; in anderen Fällen beobachtet man mäßige

1) TISON, A., Rech. s. la chute d. feuilles chez l. Dicotyl. Thèse Caen 1900 vgl. auch Mc NICOL, On cavity parenchyma and tyloses in ferns (Ann. of bot. 1908 22, 401; Beobachtung an *Nephrolepis*).

2) RAATZ, Üb. d. Thyllenbild. in d. Tracheiden d. Koniferenhölzer (Ber. d. D., bot. Ges. 1892, 10, 183).

3) Vgl. HABERLANDT, a. a. O. 1887, 72, 73.

Wandverdickungen und Tüpfel, die an den Berührungsflächen benachbarter Thyllen (Fig. 65) miteinander korrespondieren. Eingehende Mitteilungen über die Tüpfelung der Thyllenmembranen finden sich bei v. ALTEN¹⁾. Sehr starkwandige Thyllen vom Habitus der Steinzellen („Steinthyllen“) fand MÖLLER²⁾ im Holz von *Piratinera guianensis*, MOLISCH³⁾ bei *Mespilodaphne sassafras* (vgl. Fig. 66). Bei *Piratinera* werden sämtliche Thyllen zu Steinzellen, die Gefäße sind mit ihnen vollständig zugestopft, wodurch „die Homogenität des Holzes noch bedeutend erhöht wird“ (MOLISCH). Bei *Mespilodaphne* wechseln Steinthyllen mit relativ dünnwandigen (vgl. Fig. 66). Die thyllenerzeugenden Holzparenchymzellen von *Mespilodaphne* sind übrigens ziemlich zartwandig. Steinzellenthyllen fanden ferner DÖRRIES bei Bignoniaceen⁴⁾,

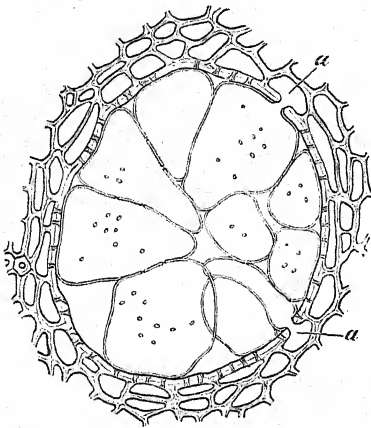


Fig. 65.

Thyllen; Tüpfelgefäß von *Robina pseudacacia* (Querschnitt), zahlreiche Parenchymzellen sind zu Thyllen ausgewachsen. Bei a—a ist der Zusammenhang der Thyllen mit ihren Ursprungszellen zu sehen (Bonner Lehrbuch der Botanik).

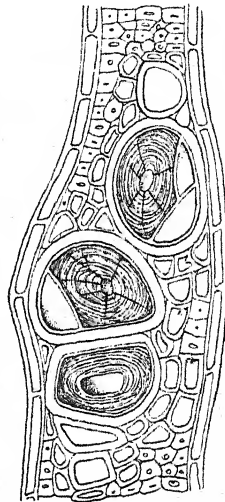


Fig. 66.

Thyllen; Querschnitt durch altes Holz von *Mespilodaphne sassafras*. Das unterste Gefäß enthält nur eine Steinthylle, die oberen außer Steinthyllen relativ dünnwandige Thyllen. Nach MOLISCH.

SCHOUTE bei *Oreodoxa*⁵⁾, PORSCH in den „Haftwurzeln“ von *Philodendron selloum*⁶⁾ usw. Die Wände der Steinthyllen pflegen — auch wenn sie nur mäßig stark verdickt sind — zu verholzen.

Sehr schön sieht man in alten Stengelstücken von *Curcubita pepo*, daß in den Gefäßen des nämlichen Bündels die Thyllen zu ganz ungleich-

1) v. ALTEN, Krit. Bemerk. u. neue Ansichten üb. d. Thyllen (Bot. Zeitg. 1909, Abt. I, 67, 1); dort zahlreiche Literaturangaben.

2) MÖLLER, Rohstoffe des Tischler- und Drechslergewerbes 1883, 1, 143.

3) MOLISCH, Z. Kenntn. d. Thyllen, nebst Beob. üb. Wundheilung in den Pfl. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl. 1888, 97, Abt. I, 273).

4) DÖRRIES, Beitr. z. speziellen Anat. d. Lianen mit bes. Berücks. d. Thyllensfrage. Diss., Göttingen 1910.

5) SCHOUTE, Üb. d. Dickenwachstum v. Palmen (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1912, sér. II, 11, 1, 193).

6) PORSCH, Anat. d. Nähr- und Haftwurzeln v. *Philodendron selloum* C. KOCH (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 1911, 79, 389, 441).

artigen Gebilden sich entwickeln, seltener sogar die auf gleicher Höhe in demselben Gefäß beieinander liegenden Thyllen in Größe und Membranausbildung ganz verschieden ausfallen können: auf einem Querschnittsbilde sieht man alsdann Gefäße mit großen dünnwandigen Thyllen, solche mit dickwandigen, schwach getüpfelten, Gefäße mit tracheal entwickelten Thyllen und vollständig thyllenfreie nebeneinander. Welche Faktoren die unterschiedliche Entwicklung bedingen, bedarf der näheren Untersuchung; im allgemeinen sah ich bei *Cucurbita* Thyllen, die schon früh ihr Wachstum einstellen, dickwandig werden oder tracheale Ausbildung annehmen¹⁾ und ungeteilt bleiben; wachsen sie stark heran, so bleiben sie dünnwandig und teilen sich mehrfach; nur ausnahmsweise finden sich zwischen den großen dünnwandigen Thyllen auch gleich große tracheal ausgebildete. Auch ohne zu Thyllen auszuwachsen, können übrigens die

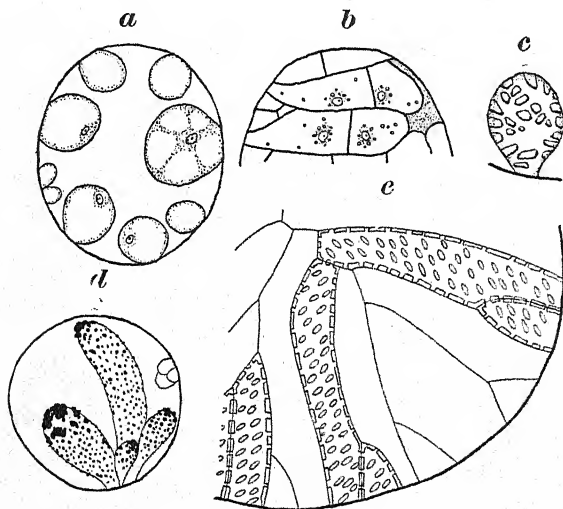


Fig. 67.

Thyllen der Kukurbitazeen. *a* und *b* *Peponum usambarense*, *c* und *d* *Coccinia Engleri*, *e* *Physedra chaetocarpa*. Einzellige Thyllen bei *a*, *c*, *d*, mehrzellige bei *b*, tracheale Membranverdickungen bei *c* und *d*, Pektinwärrchen bei *e*, Differenzierung in dünnwandige und dickwandige Thyllen bei *d*. Nach ZIMMERMANN.

Holzparenchymzellen vom Kürbis zu tracheal verdickten Gebilden sich umdifferenzieren.

Ganz ähnliche Beobachtungen über den Dimorphismus der Thyllen hat ZIMMERMANN²⁾ an tropischen Kukurbitazeen gesammelt (*Coccinia Engleri* u. a., vgl. Fig. 67 *d*).

Russows „Lückenparenchym“, das bei vielen Farnen die ältesten trachealen Elemente füllt³⁾, besteht

aus Thyllen, die von den benachbarten Parenchymzellen in die Lumina der Tracheen sich entwickeln. Die Membran dieser Thyllen kann netzförmige Verdickungen annehmen und verholzen, so daß schließlich durch sekundäre Füllung der Lumina neue Züge unregelmäßig gestalteter trachealer Elemente zustande kommen (Fig. 68).

Pektinwärrchen (s. o. S. 95) sind auf den freiliegenden Membranteilen zartwandiger Thyllen oft zu beobachten. Abbildung gibt ZIMMERMANN (*Physedra chaetocarpa*, vgl. Fig. 67 *d*).

¹⁾ Vgl. auch JORDAN, On some peculiar tyloses in *Cucumis sativus* (New. Phytol. 1903, **2**, 209).

²⁾ ZIMMERMANN, Die Kukurbitazeen 1922, Heft 1, 60. — Nichts neues bringen ALEXANDROV & TIMOFEJEV, S. la métamérie de la plante etc. (Journ. soc. bot. Russie 1922, **7**, 73; „Tracheo-thylloides“).

³⁾ Russow, Vergleich. Unters. d. veget. u. sporenbild. Organe d. Leitbündelkryptog. (Mém. Acad. imp. Sc. St. Pétersbourg 1872, **19**; BOODLE, The compar. anat. of Hymenophyllaceae, Schizaeaceae and Gleicheniaceae (Ann. of bot. 1901, **15**, 359); Mc NICOL, On cavity parenchyma a. tyloses in ferns (ibid. 1908, **22**, 401).

Hinsichtlich ihres Inhaltes stimmen viele Thyllen mit den Holzparenchymzellen darin überein, daß sie reichlich Stärke speichern. MOLISCH fand stärkehaltige Thyllen bei *Aristolochia*, *Asarum*, *Robinia*, *Maclura*, *Vitis*, *Ampelopsis*, *Morus*, *Cuspidaria*, *Laurus*, *Ochroma*, *Sparmannia*, *Ficus* und *Ulmus*, in den Rhizomen der Aristolochiaceen so reichlich, daß die Gefäße streckenweise mit Stärke vollgepfropft erschienen¹⁾. Geringe Bedeutung kommt den Kristallen als Inhaltskörpern der Thyllen zu: die Thyllen von *Sideroxylon cinereum* führen häufig einen Kristall, seltener die von *Maclura tinctoria*, *Piratinera guianensis*, *Loxopterygium Lorentzii* und *Vitis*²⁾. Füllung mit kohlensaurem Kalk fand MOLISCH in den Thyllen von *Ulmus*. — Hinsichtlich des Gehaltes der Thyllen an Wundgummi sei auf die Mitteilungen von WILL verwiesen³⁾.

Auch dann, wenn die Thyllen zu einer Größe heranwachsen, welche die der thyllenliefernden Parenchymzellen um das Mehrfache übertrifft, bleiben die Thyllen im allgemeinen einzellig. Eine grundsätzliche Bedeutung hat gleichwohl die Einzelligkeit für die Thyllen nicht. STRASBURGER fand mehrzellige, zuweilen netzförmig verdickte Thyllen in den Gefäßen verwundeter Wurzeln von *Monstera deliciosa*⁴⁾, RAATZ⁵⁾ in den Tracheiden der Koniferen, WINKLER⁶⁾ u. a. in den weitleumigen Gefäßen der Lianen, DÖRRIES (a. a. O.) beschreibt zweizellige Steinthyllen (*Bignonia*), v. ALTEN⁷⁾ mehrzellige Thyllen für *Quercus pseudo-mohuccana*, *Qu. indula*, *Artocarpus Blumei* und namentlich für *Manihot Glaziovii*, KRIEG für *Vitis*, ZIMMERMANN für Kukurbitaceen (vgl. Fig. 67 b) usw.⁸⁾. Zusammenfassende Studien hat GERTZ⁹⁾ den mehrzelligen Thyllen gewidmet.

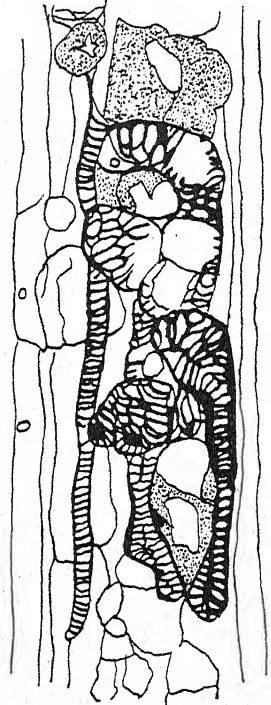


Fig. 68.

Lückenparenchym aus dem Blattstiel von *Cibotium princeps*. Nach MC NICOL.

1) Vgl. REESS, Z. Kritik der BÖHMischen Ansicht üb. d. Entwicklungsgesch. u. Funktion d. Th. (Bot. Zeitg. 1868, **26**, 1).

2) MOLISCH, a. a. O. 1888, 275 und Vergleich. Anat. d. Holzes d. Ebenazeen u. ihrer Verwandten (Sitzungsber. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1879, **80**, Abt. I, 56); DÖRRIES, a. a. O. 1910.

3) WILL, Üb. d. Sekretbild. im Wund- u. Kernholz (Arch. f. Pharmazie 1899, **237**, 369).

4) STRASBURGER, Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen 1891, 411.

5) RAATZ, Üb. Thyllenbildung in d. Tracheiden der Koniferenholzer (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 183).

6) WINKLER, Botan. Unters. aus Buitenzorg 3; Über einen neuen Thyllentypus nebst Bemerkungen über die Ursachen der Thyllenbildung (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1905, sér. II, **5**, 19; Thyllen in Form mehrzelliger schlanker „Haare“).

7) v. ALTEN, Beitr. z. vergl. Anat. d. Wurzeln nebst Bemerk. üb. Wurzelthyllen, Heterorrhizie u. Lentizellen. Diss., Göttingen 1908.

8) KRIEG, Beitr. z. Kenntnis d. Kallus- u. Wundholzbildung geringelter Zweige usw. Diss., Würzburg 1908.

9) GERTZ, Om septerade thyllbildningar (Bot. Not. 1916, 43); GERTZ, Unters. üb. septierte Th. usw. (Lunds Univ. Årsskr. N. F. Afd. II, 1916, **12**, Nr 12).

TISON¹⁾ fand, daß die an den Blattnarben von *Aristolochia*, *Juglans* u. a. entstandenen Thyllen an der Korkbildung teilnehmen können, indem sie sich wiederholt teilen. Was für eine Rolle schließlich vielzellige Thyllen als gewebebildender Faktor auf der Wundfläche des Holzes spielen können, illustriert am besten SIMONS Befund an Stecklingen von *Populus nigra*²⁾ (vgl. Fig. 58).

Bedingungen der Thyllenbildung.

Thyllen entstehen nach Verwundung, treten aber auch in intakten Pflanzenorganen und unabhängig von irgendwelcher Art von Bäumen auf. Mit den Thyllen schien daher ein Objekt gefunden zu sein, bei dessen Untersuchung Einblick in die Faktoren zu gewinnen möglich scheinen mußte, deren Summe wir „Wundreiz“ nennen. Durch die Verwundung gefäßhaltiger Anteile wird in diesen die Wasserleitung unterbrochen, die Gefäße verlieren einen größeren oder geringeren Teil ihres Wassergehaltes, atmosphärische Luft dringt in sie ein und wird den anliegenden Geweben zugeführt, der Luftdruck, der in den Gefäßen herrscht, wird erhöht — hier sind nur diejenigen Wirkungen der Verwundung genannt, welche physikalisch ohne weiteres verständlich sind. Die Frage, ob einer dieser Teilfaktoren die Thyllenbildung anzuregen vermag, ist namentlich von WINKLER und ZIMMERMANN³⁾ geprüft worden. Eine völlige Klärung der Frage ist bisher nicht erzielt worden; am meisten hat, wie mir scheint, die alte von UNGER (s. u. S. 107, Anm. 3) und BÖHM (s. o.) vorgetragene Annahme für sich, welche die Erfüllung der Gefäße mit Luft für das Wesentliche hält. In der Tat wissen wir auch von anderen Erscheinungen des anomalen Zellenwachstums, daß es sich in dem Augenblick betätigt, in welchem das eine Zelle umspülende Wasser verschwindet, und Luft an sie herantritt. Wie andere Wachstumserscheinungen wird auch der Vorgang der Thyllenbildung von den Ernährungsverhältnissen der betroffenen Zellen und ihrer Nachbarschaft in hohem Maße abhängen; an den Wundflächen wird oft eine Häufung von plastischem Material nachweisbar, die dem Entstehen von Kalluswucherungen ebenso günstig sein wird wie dem der Thyllen; lokale Besserung der Wachstumsbedingungen erklärt auch die Häufigkeit der Thyllen an den Blattknoten der Kukurbitazeen (ZIMMERMANN, a. a. O. 155).

V. ALTENS Versuch⁴⁾, Änderungen der Gewebespannung für die Thyllenbildung verantwortlich zu machen, ist nicht gelungen. LOHSE⁵⁾ erklärt die Thyllen als Reaktion auf „korrelative Spannungsunterschiede“,

1) TISON, a. a. O. 1900.

2) SIMON, Exper. Unters. üb. d. Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe v. Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, **45**, 351, 376); vgl. auch STOLL, Üb. d. Bildung d. Kallus (Botan. Ztg. 1874, **32**, 737).

3) WINKLER, Über einen neuen Thyllentypus nebst Bemerkungen üb. Ursache d. Thyllenbildung (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1905, **20**, 19); ZIMMERMANN, Die Kukurbitazeen 1922, Heft 2, 141 ff.

4) v. ALTEN, Kritische Bemerk. u. neue Ansichten üb. d. Thyllen (Bot. Zeitg. 1909, Abt. 1, **67**, 1); Zur Thyllenfrage: Kallusartige Wucherungen in verletzten Blattstielen v. *Nuphar luteum* (Botan. Zeitg., 1910, Abt. II, **68**, 88).

5) LOHSE, ROB., Entwurf einer Kritik d. Thyllenfrage mit Ergebnissen eigener Versuche (Botan. Arch. 1924, **5**, 345).

ohne über die hinter solchen sich verbergenden physikalischen und chemischen Faktoren befriedigend aufklären zu können.

Verbreitung der Thyllen.

Die Verbreitung der Gefäßthyllen ist bei den Gefäßpflanzen eine fast allgemeine. Sie finden sich in den oberirdischen wie den unterirdischen Teilen (Rhizomen, Wurzeln) der verschiedensten Gewächse — allerdings nicht in allen Familien mit derselben Reichlichkeit. Die Vertreter mancher Gruppen des Pflanzenreiches sind nach MOLISCH geradezu gekennzeichnet durch ihre „Neigung“ zu reichlicher Thyllenbildung, so die Szitamineen, Laurazeen, Juglandazeen, Salikazeen, Urtikazeen, Morazeen, Artokarpazeen, Ulmazeen, Anakardiazeeen, Vitazeen, Kukurbitazeen und Aristolochiazeeen, ferner die Bignoniazeen und andere Lianenfamilien. Wurzelthyllen fand v. ALTEN namentlich noch bei Euphorbiazeen, Kupuliferen, Myrtazeen, Araliazeen u. a. reichlich vor. Mehrfach untersucht wurden die Thyllen, die sich in der Luftwurzeln der *Monstera* (Araceae) finden¹⁾. Bei anderen Familien kommt nur einzelnen Gattungen die Fähigkeit der Thyllenbildung zu (z. B. der viel untersuchten²⁾ *Robinia* unter den Papilionazeen); bei noch anderen ist Thyllenbildung spärlich oder fehlt ganz (Ebenazeen, Azerazeen, Mimosazeen, Rosifloren). Ein Verzeichnis der thyllenführenden Pflanzen hat MOLISCH a. a. O. gegeben, v. ALTEN, DÖRRIES und GERTZ haben es ergänzt³⁾.

Der Bau der Siebröhren und ihr Inhalt sind von dem der Gefäße so grundsätzlich verschieden, daß es fraglich scheinen muß, ob auch in

1) WINKLER, 1905, a. a. O.; GERTZ, 1916, a. a. O.; KLEIN, Z. Ätiol. d. Thyllen (Zeitschr. f. Bot. 1923, **15**, 417); PORSCH, Anat. d. Nähr- u. Haftwurzeln v. *Philodendron sellowii* (Denkschr. Akad. Wiss. Wien Math.-naturw. Kl. 1911, **79**).

2) Von der neuen Literatur über *Robinia* erwähne ich KLEIN, a. a. O. 1923 und FEHÉR, Anat. d. veget. Organe der *Robinia* (Ungarisch; Erdész. Lap. 1923, **61**, 1, vgl. Bot. Zentralbl. 1923, **2**, 132).

3) Neben der bereits zitierten Literatur vgl. man noch folgende Arbeiten: UNGER, Üb. Ausfüllung alternder u. verletzter Spiralgefäße durch Zellgewebe (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1867, Abt. I, **56**, 751); DUTAILLY, Sur quelq. phénom. détermin. par l'apparition tardive d'éléments nouveaux d. l. tiges et l. racines d. Dicot. Thèse [Bordeaux], Paris 1879; RUSSOW, Z. Kenntnis d. Holzes, insond. d. Koniferenholzes (Bot. Zentralbl. 1883, **13**, 134); PRAEL, Vergl. Unters. üb. Schutz- u. Kernholz d. Laubbäume (Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, **19**, 1; vgl. Ber. d. D. bot. Ges. 1887, **5**, 417); WILLIAMSON, On some anomalous cells developed within the interior of the vascular and cellular tissues etc. (Ann. of Bot. 1888, **1**, 315); CONWENTZ, Üb. Thyllen u. thyllenähnliche Bild., vornehmlich im Holz der Bernsteinbäume (Ber. d. D. bot. Ges. 1889, **7** [39]); TUBEUF, Üb. normale u. pathogene Kernbild. d. Holzpfl. usw. (Zeitschr. ges. Forst- und Jagdw. 1889, **21**, 385); MAULE, D. Faserverlauf im Wundholz (Bibl. bot. 1895, **33**, 5, 6); WIELER, Üb. d. Anteil d. sek. Holzes d. dikot. Gewächse an d. Saftleitung usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, **19**, 82); Üb. d. Vorkommen v. Verstopf. in d. Gefäßen monokot. u. dikot. Pfl. (Meded. Proefstation Midden-Java 1892); TSCHIRCH, Üb. d. sog. Harzfluß (Flora 1904, **93**, 179; *Shorea*); MARTIN-LAVIGNE, S. une curieuse formation de th. dans le bois d'une Artocarpée (Journ. de bot. 1908, **21**, 281); MOLZ, Üb. ein plötzliches Absterben zweier Stöcke von *riparia x rupestris* usw. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1909, **19**, 68); v. ALTEN, Beitr., z. vergleich. Anat. d. Wurzeln nebst Bemerkungen üb. Wurzelthyllen. Diss., Göttingen 1908; ders. 1909 a. a. O.; LOSCH, Beiträge zur vergleich. Anat. v. Urtizineenwurzeln mit Rücks. auf d. Systematik. Diss., Göttingen 1913; GERRY, Tyloses, their occurrence and practical signif. in some american woods (Journ. agr. res. 1914, **1**, 445; vgl. Bot. Zentralbl. 1914, **126**, 353); BUCHHOLZ, M., Über die Wasserleitungsbahnen in d. interkalaren Wachstumszonen monok. Sprosse (Flora 1921, **114**, 119, 145); HOLROYD, R., Morphol. a. physiol. of the axis in Cucurbitaceae (Bot. Gaz. 1924, **78**, 1) u. v. a.

ihr Lumen hinein sich gelegentlich Thyllen entwickeln können. Bisher sind Siebröhrenthyllen nur durch JANCZEWSKIS Beobachtungen an *Vitis vinifera* bekannt geworden¹⁾, der alternde Siebröhren thylloïd durch Auswüchse der Geleitzellen verschlossen fand (Fig. 69).

Daß auch in Milchröhren sich Thyllen vorwölben können, hat CHARLIER für die Sapotazeen (*Palaquium*-Arten) gezeigt²⁾.

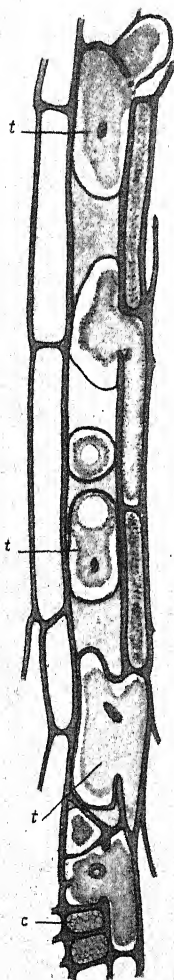


Fig. 69.

Thylloïder Verschluss von Siebröhren; *Vitis vinifera*. t Thyllen, c Siebplatten.

Nach JANCZEWSKI.

Thylloïde Füllungen von Interzellularräumen.

Wir wenden uns weiterhin denjenigen ähnlichen Bildungen zu, welche in sekretführende oder lufthaltige Interzellularräume „thylloïd“ hineinwuchern. Offenbar handelt es sich wie bei den beschriebenen Füllungen der Gefäßlumina in beiden Fällen um Zellenmaterial, das von den Wänden der im Pflanzenkörper vorhandenen Hohlräume geliefert wird, und welches diese mehr oder minder vollkommen füllt; nach Verwundung und zumal in alternden Geweben unter Umständen, die wir genau zu präzisieren vorläufig nicht in der Lage sind, treten an den die Öllücken, Harzgänge usw. auskleidenden Zellen dieselben Veränderungen ein, die wir für die Nachbarschaft der Gefäße beschrieben haben.

„Thyllen“ in Sekretlücken und Harzgängen und ähnlichem sind eine weitverbreitete Erscheinung. Für Gymnospermen (*Zamia*, *Ginkgo*, *Araucaria*, *Pinus*, *Larix* u. a.) und Angiospermen verschiedenster Art (*Anthurium* [Schleimgänge], *Rhus*, *Hypericum*, *Citrus*, *Heracleum* usw.) sind bereits Fälle dieser Art beschrieben worden³⁾.

1) JANCZEWSKI, Études comparées s. les tubes cribreux (Ann. sc. nat., Botanique, série VI, 1882, **14**, 50). Auf die wenig bekannte Arbeit hat STRASBURGER (Bau u. Verrichtungen der Leitungsbahnen in d. Pfl. 1891, 249), später GERTZ (Unters. üb. septierte Thyllen a. a. O. 35) hingewiesen, dessen Arbeit auch die hier gegebene Figur entnommen wird.

2) CHARLIER, Contrib. à l'étude anatomique des plantes à guttapércha et d'autres Sapotacées. Thèse Paris 1905.

3) UNGER, Anat. u. Physiol. der Pfl., Pest 1855, 213; HEGELMAIER & PFEFFER im Tagebl. d. Naturforsch.-Vers. Leipzig 1872, 144, 145; FANKHAUSER, Entwickl. d. Stengels u. Blattes v. *Ginkgo*, Diss., Bern 1882 (haarartige Auswüchse in den Sekretlücken); MAYR, Üb. d. Verteil. d. Harzes in unseren wichtigsten Nadelholzbäumen (Flora 1883, **66**, 221). Entstehung u. Verteil. d. Sekretionsorgane d. Fichte u. Lärche (Bot. Zentralbl. 1884, **20**, 278); TRÉCUL, S. l. cellules qui existent à l'intér. d. canaux du suc propre du *Brucea ferruginea* (C. R. Acad. Sc. Paris 1887, **104**, 1224); TSCHIRCH, Angewandte Pflanzenanat. 1889, **1**, Fig. 565; CONWENTZ, a. a. O.; MÖBIUS, Japanischer Lackbaum *Rhus vernicifera* (Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 1899, **20**, 201); COSTERUS, Les petits points foncés d. feuilles des *Conarus* (Ann. J. Bot. Buitenzorg. 1899, Suppl. II, 109); TISON, Rech. sur la chute des feuilles chez les dicotyl. (Mém. soc. Linn. de Normandie 1900, **20**, 121); Remarques s. la cicatrisation des tissus sécréteurs dans les blessures des plantes (Bull. soc. Linn. de Normandie 1904, 5. sér., **8**, 176).

Die histologischen Qualitäten dieser Thyllen sind dieselben wie die der gefäßfüllenden: entweder sie bleiben einzellig oder erfahren mehrfach Teilungen; ihr Durchmesser entspricht entweder dem des disponiblen Hohlraumes oder ist wesentlich kleiner, so daß die Sperrung des letzteren erst durch die Entwicklung zahlreicher Thyllen erreicht wird.

Ähnlich wie bei den Gefäßthyllen entstehen auch die Thyllen der Sekretlücken einerseits nach Verwundung, wie z. B. beim herbstlichen Laubfall oder nach gewaltsamen Eingriffen in die Integrität der Organe (TISON), andererseits als „Alterser-



Fig. 70.

Füllung der Atemhöhlen durch thyllenartige Gebilde. *a* Verstopfte Spaltöffnungen des Laubblattes von *Tradescantia viridis*; die Nebenzellen haben unterseits blasenförmige Auswüchse gebildet. *b* desgleichen von der Blattoberseite von *Pilea elegans*; die Mesophyllzellen sind in die Atemhöhle hineingewachsen. Nach HABERLANDT.

scheinung“ auch ohne vorherige Verletzung, ohne daß sich sagen ließe, durch welche Faktoren ihre Bildung angeregt würde.

Schließlich ist noch der Thyllen zu gedenken, die in Atemhöhlen oder andere luftgefüllte Interzellularräume hineinwuchern und diese ganz oder teilweise erfüllen. Entweder die Epidermiszellen, die den Schließzellen benachbart liegen, wachsen nach innen zu großen Beuteln aus, wie es HABERLANDT¹⁾ für *Tradescantia viridis* angibt (vgl. Fig. 70*a*), — oder die benachbarten Mesophyllzellen strecken sich und füllen den Hohlraum aus (Fig. 70*b*). Viel häufiger ist der zweite Modus, die Füllung der Atemhöhlen durch Grundgewebszellen.

Beim ersten Modus handelt es sich um Erscheinungen, die manchen hyperhydrischen Veränderungen beliebiger Epidermiszellen (d. h. nicht nur der Stomach Nachbarinnen) ähnlich sind: beutelförmige Auswüchse auf der Innenseite.

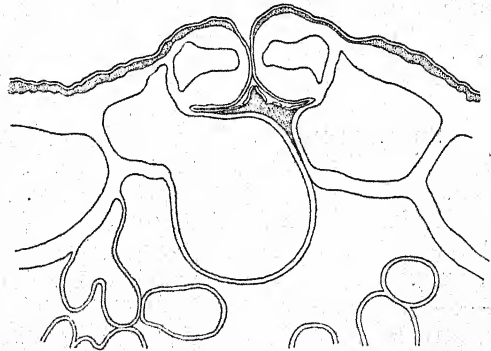


Fig. 71.

Thylloide Füllung des Interzellularraumes unter einer Hydathode: *Cyclamen*.
Nach NEUMANN-REICHARDT.

1) HABERLANDT, a. a. O. 1887, 74, 75.

der Epidermiszellen beobachtete ich bei *Phaseolus* (s. o. Fig. 71), SCHILLING bei *Aesculus* (s. o. p. 51. Anm.) usw. Wie an Pneumathoden spielt sich der Prozeß auch an Hydathoden ab (NEOMANN-REICHARDTS Beobachtungen an *Cyclamen*¹⁾, (Fig. 71).

Nach GERTZ' Auffassung²⁾ können sogar die Schließzellen selbst an dem Verschuß eines Stomas teilnehmen, indem sie bruchsackartige Vorstülpungen in der Ebene der Epidermis entwickeln (Fig. 72, *Paeonia*).

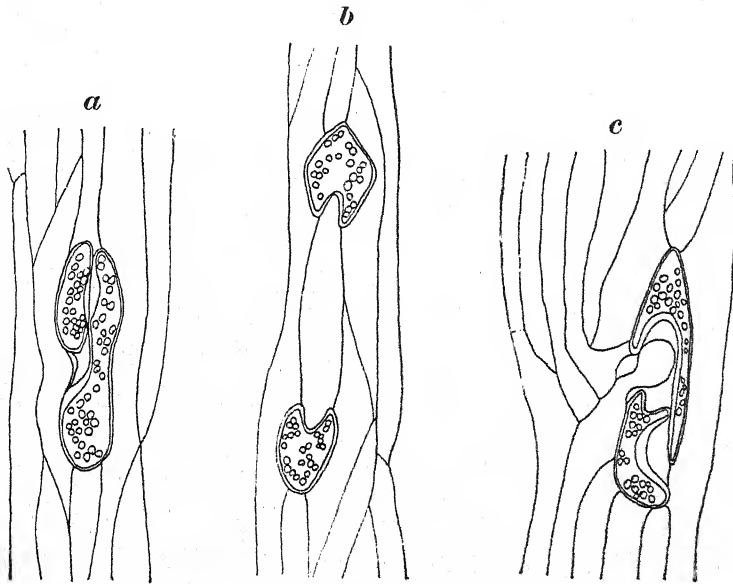


Fig. 72.

Abnorme Spaltöffnungen vom Perikarp der *Paeonia paradoxa f. leiocarpa*. a) Asymmetrisches Wachstum der Schließzellen, b) Entwicklung einer abnormen Spalte zwischen ihnen, c) Füllung einer solchen unter gleichzeitiger Beteiligung einer Epidermiszelle und einer (sich verzweigenden) Schließzelle. Nach GERTZ.

SCHWENDENER beobachtete dergleichen an *Prunus laurocerasus* und *Camellia japonica*, MOLISCH an *Tradescantia guianensis*, *zebrina* und *pilosa* und an *Begonia gunnerifolia*³⁾, HABERLANDT an *Pilea elegans* (Fig. 70 b), BUKVIĆ an vielen Kakteen, WARNCKE an Vertretern der verschiedensten Familien. Die Erscheinung ist offenbar sehr weit verbreitet⁴⁾. Auch die unter den Wasserspalten liegenden Interzellularen zeigen

1) NEUMANN-REICHARDT, Anatom.-physiol. Unters. üb. Wasserspalten (Beitr. z. allg. Bot. 1917, **1**, Tab. IX).

2) GERTZ, O., Üb. einen neuen Typus stomatärer Thyllenbildung usw. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1919, **37**, 237).

3) SCHWENDENER, Bau u. Mechanik d. Spaltöffn. (1881), Ges. Abhandlungen 1898, **1**, 62; HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanat., 2. Aufl., 1909, 423; MOLISCH, a. a. O. 1888; MÖBIUS, Beitr. z. Anat. d. *Ficus*-Blätter (Ber. Senckenberg. Naturf. Ges. 1887, 117).

4) Beobachtungen an Bromeliazeeen von BILLINGS, A study of *Tillandsia usneoides* Bot. Gaz. 1904, **38**, 99), u. LINSBAUER, Z. physiol. Anat. d. Epid. u. d. Durchlüftungsappar. d. Bromeliazeeen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., **120**, Abt. I, 1911, 319); ferner GEIGER, Beitr. z. pharmak. u. bot. Kenntn. der Jabo-

zuweilen ganz ähnliche Ausfüllungen (*Tropaeolum Lobbianum*, *Cephalotus follicularis*¹⁾. Zuweilen erfahren die thylloiden Zellen, die dem Grundgewebe entstammen, Differenzierungen, die sie histologisch der Epidermis ähnlich machen: ihre Wände bekommen an der den Schließzellen zugewandten Seite starke Verdickung [*Ficus*, *Pilea*, Fig. 70 b, *Cereus Bonplandii*, *Homogyne*, *Bassia*²⁾ u. a.] oder entwickeln an ihr sogar eine typische Kutikula [*Hakea*³⁾, Fig. 73.]

Daß die Thyllen in Atemhöhlen auch nach Verwundung entstehen, ist bis jetzt noch nicht beobachtet worden, wird aber bei künftigen Untersuchungen sich vermutlich noch nachweisen lassen. Vorzugsweise entstehen sie an alternden Organen.

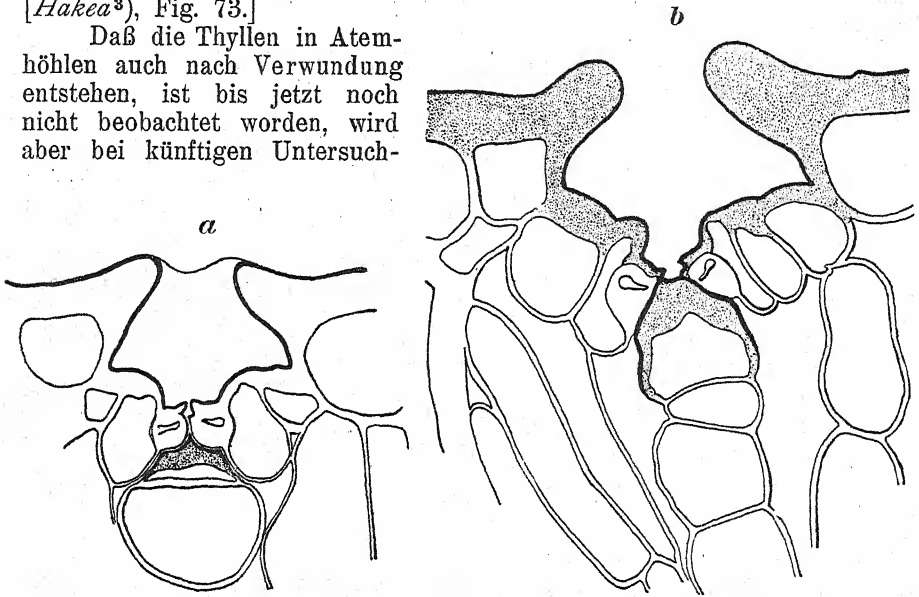


Fig. 73.

Thylloide Füllung einer Atemhöhle (*Hakea*); die thylloiden Zellen sind kutikularisiert. Nach FR. WEBER.

ungen sich vermutlich noch nachweisen lassen. Vorzugsweise entstehen sie an alternden Organen.

randblätter, Diss., Zürich 1897; RUDOLPH, Spaltöffnungsapp. d. Palmenbl. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., **120**, 1911, Abt. I, 1049); an *Begonia vitifolia* von VOUK, Üb. eigenartige Pneumathoden an d. Stamm v. *Beg. vitif.* (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, **30**, 257); BUKVIČ, D. thylloiden Verstopf. d. Spaltöffn. usw. (Österr. bot. Zeitschr. 1912, **62**, 401); WARNOCKE, Neue Beitr. z. Kenntnis d. Spaltöffn. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1911, **50**, 21; Beobachtungen an *Petasites*, *Circaea*, *Lysimachia*, *Thapsia*, *Eryngium*, *Polygonatum*); HOLDEN, On the occlusion of the stomata in *Tradescantia pulchella* (Ann. of bot. 1913, **27**, 369); REHFÖUS, Stomates des Célastracées (Bull. soc. bot. Genève, 2 sér. 1914, **6**, 13; Beobachtungen an *Evonymus* u. *Catha*); VOSS, G., Unterschiede im anat. Bau d. Spaltöffn. usw. (Beih. z. Bot. Zbl., Abt. I, 1917, **33**, 71; *Polygonum*); POULSEN, V. A., Pflanzenanat. bidrag. Anat. bemerk. m. bladbygningen hos nogle Apocynaceer (Vidensk. Med. dansk naturhist. foren. 1917, **68**, 299); GERTZ, a. a. O. 1919 und GERTZ, Unters. üb. septierte Thyllen usw. (Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. II, 1916, **12**, No. 12, bringt zahlreiche weitere Literaturnachweise).

1) DE BARY, Vergl. Anat. d. Vegetationsorg. 1877, 55; GÖBEL, Pflanzenbiol. Schild. 1891, **2**, 114.

2) CHARLIER, Contrib. à l'étude anat. d. pl. à guttapercha etc. These, Paris 1905.

3) WEBER, FR., Z. Phys. thylloider Verstopfungen v. Spaltöffnungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1920, **38**, 309).

HABERLANDTS Angabe, daß die thylloiden Füllungen an Pflanzen entstünden, die unter Wassermangel leiden (*Tradescantia*), so daß durch die Zellenwucherung der weitere Transpirationsverlust vermindert werde, ist wenig wahrscheinlich, da im allgemeinen feuchte Luft und herabgesetzte Atmosphäre es sind, welche Zellenwachstum fördern. Übrigens fand MOLISCH, daß *Tradescantia guianensis* bei Kultur in feuchtem Raum wie bei trockener Atmosphäre ihre thylloiden Verstopfungen bildet¹⁾. Daß auch die „verstopften“ Pneumathoden wegsam bleiben, hat für *Hakea* FR. WEBER gezeigt (a. a. O.).

Schließlich erwähne ich noch die thylloiden Füllungen, welche in luftgefüllten Interzellularen ohne Beziehung zu Epidermis und Schließzellenapparat sich bilden können. Zahlreiche Beispiele für Arazeen hat LOHSE beschrieben²⁾. STRASBURGER³⁾ fand solche in den

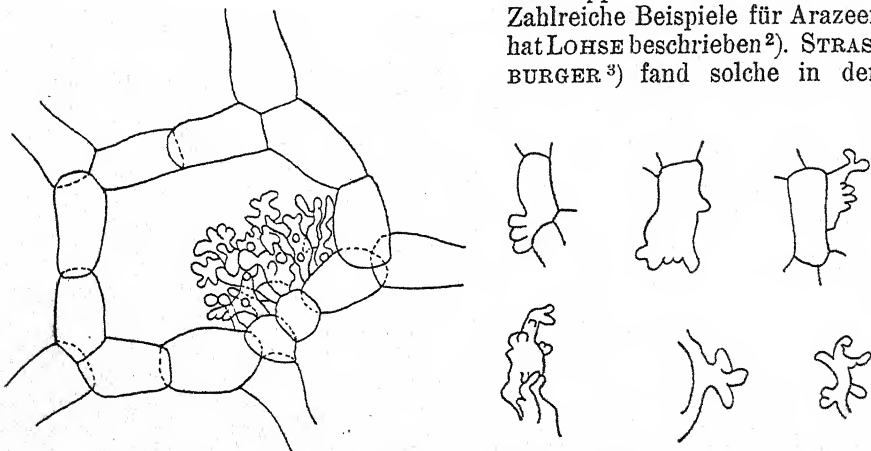


Fig. 74.

Thylloide Füllung der Interzellularräume in den Halmen von *Cyperus papyrus*. Rechts Anfänge der thylloiden Sprossung. Nach GERTZ.

Karinalhöhlen geköpfter *Equisetum*-Sprosse; die pseudoparenchymatischen Füllungen, welche in den Gefäßbündeln des Rhizoms von *Acorus calamus* den die ältesten Gefäße begleitenden Interzellularräumen erfüllen, liefern weitere Beispiele. Histologisch sehr bemerkenswert ist das feingliedrige „Filzgewebe“, das GERTZ⁴⁾ — nach Verwundung und ohne solche — in den Halmen von *Cyperus papyrus* fand (Fig. 74).

Die thylloiden Gebilde, welche Interzellularräume irgendwelcher Art füllen, sind im allgemeinen zartwandig; zuweilen treten auch bei ihnen steinzellartige Formen auf, wie bei den gefäßfüllenden Elementen. Dünnwandige Interzellularenfüllung fand SCHOUTE bei *Oreodoxa*, dickwandige bei *Livistona*⁵⁾.

1) MOLISCH a. a. O. 1888, 295.

2) LOHSE, a. a. O. 1924, 369.

3) STRASBURGER, Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen 1891, 437. Bei STRASBURGER Mitteilungen über die Schnelligkeit der Thyllenbildung (12 Stunden nach der Verwundung).

4) GERTZ, Üb. septierte Thyllen usw. a. a. O. 1906, 28, dort weitere Literatur.

5) SCHOUTE, Über das Dickenwachstum der Palmen (Ann. jard. bot. Buitenzorg, sér. II, 1912, 11, 1, 193).

3. Wundholz und Wundrinde.

Wundholz ist jedes unter dem Einfluß des Wundreizes abnorm gebildete Holz — gleichviel ob es sich um voluminöse Wucherungen oder um mikroskopisch kleine Gruppen trachealer Elemente handelt.

Wundholzbildungen finden wir in den Kalluswucherungen verborgen, die an der Schnittfläche der Stecklinge sich erheben; langgestreckte Inseln von Wundholz entstehen auf Ringel- und Schälwunden der Zweige, deren Kambium bloßgelegt worden ist (Fig. 75); Wundholzkörper erscheinen nach jahrelangem Wachstum als gewaltige Ringwülste oder gewichtige Knollen an allen Teilen des Wurzel- und Sproßsystems.

Auf demselben Wege wie das Wundholz entstehen nach der Verwundung auch abnorme Phloëlemente, die Wundrinde. Viele Anomalien, die das Wundholz kennzeichnen, wiederholen sich bei ihr. Die ungleich auffälligeren Elemente sind zweifellos die des Wundholzes, über deren Entstehung und histologische Qualitäten wir sehr viel besser unterrichtet sind als über die Wundrinde und ihre Teile. Weitaus die meisten Mitteilungen, die über die abnorme Zellenproduktion des von Wundreizen betroffenen Kambiums Auskunft geben, berichten über das Wundholz, während über die Wundrinde bisher nur spärliche Angaben vorliegen. Wir werden im folgenden das Wundholz in den Vordergrund unserer Betrachtungen stellen und die Strukturen der Wundrinde hier und da zum Vergleich heranziehen.

Es mag gestattet sein, mit der Besprechung typischer Wundholzbildungen im vorliegenden Abschnitt auch die Behandlung wundholzähnlicher Gewebe zu verbinden, die offenbar anderen als traumatischen Reizen ihre Entstehung verdanken, oder deren ätiologische Abhängigkeit von Wundreizen noch nicht sicher erwiesen ist.

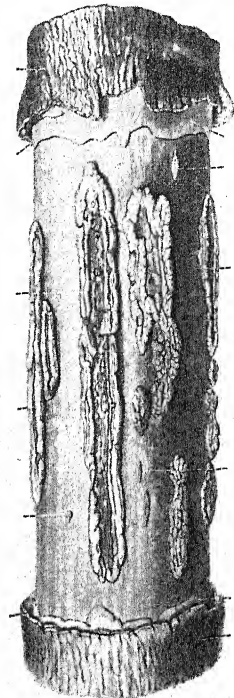


Fig. 75.

Wundholz u. Wundrinde, inselartige Neubildungen an einer Ringwunde von *Nyssa angulisans*. Nach TRÉCUL.

Entwicklungsgeschichte des Wundholzes.

Von den mannigfaltig gestalteten Tracheiden, die ein über die Schnittfläche der Stecklinge wuchernder Kallus entwickelt, war schon oben die Rede. In diesem entstehen Tracheidengruppen, die wie isolierte Kerne im dünnwandigen Parenchym der Kallusmasse liegen und sich durch sekundären Zuwachs vergrößern können, nachdem die ihnen anliegenden dünnwandigen Zellen ein hohlkugelnähnliches Meristem entwickelt haben.

Meristem, welches abnormes Holz — Wundholz — zu liefern vermag, entsteht weiterhin im Kallus im Anschluß an das normale Kambium bald nach Beginn der Kallusbildung, schiebt sich, wie SIMON¹⁾ beschrieben

1) SIMON, a. a. O. 1908, 367; vgl. auch REUTER, a. a. O. 1912.

hat, langsam im Kallus vorwärts und wölbt sich über die Schnittfläche des Holzes. Sein Verhalten ist an den beiden Polen der Stecklinge nicht das gleiche: im Basalkallus der Pappelstecklinge liefert das Meristem auf der der Schnittfläche zugewandten Seite Wundholz, nach außen Rindengewebe (Fig. 76); am apikalen Pol liefert das an den Kambiummantel der

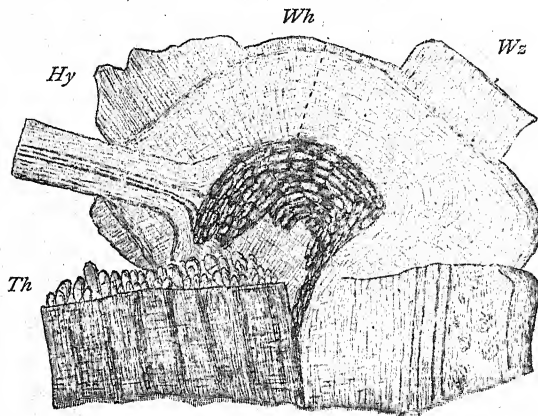


Fig. 76.

Differenzierung im basalen Kallus. Längsschnitt durch den Kallus eines Pappelstecklings nach 28-tägiger Entwicklung (100% L. F.). *Wh* Wundholz; *Wz* Wurzel; *Hy* hyperhydrische Gewebe; *Th* Thyllenwucherung. Vergr. 15:1. Nach SIMON.

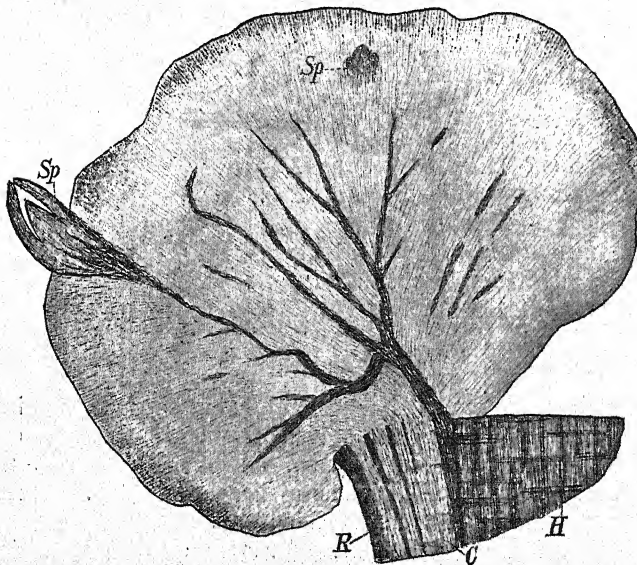


Fig. 77.

Differenzierung im apikalen Kallus. Längsschnitt durch den Kallus eines Pappelstecklings nach 21-tägiger Entwicklung (90% L. F.). *H* Holz; *R* Rinde; *C* Kambium des Stecklings; *Sp* Sproßanlagen. Vergr. 10:1. Nach SIMON.

Stecklingsachse anschließende Meristem einen verzweigten Leitbündelstrang, der mit den direkt entstandenen Tracheidengruppen und den neuen Sproßanlagen in Verbindung tritt (Fig. 77).

Schließlich können im Kallus auch unabhängig von den Tracheideninseln und ohne Zusammenhang mit dem Kambiumzylinder des Stecklings Meristeme und durch sie mannigfaltig geformte Wundholzgruppen entstehen, so daß die Verteilung der Xylemmassen im Kallus außerordentlich komplizierte

Bilder zustande kommen lassen kann. Fig. 78 soll von diesen Komplikationen in der Gewebeverteilung eine Vorstellung geben.

Im Prinzip ganz ähnliche Veränderungen und Differenzierungen erfahren die den Lohdenkeil aufbauenden Kalluszellen, die freilich entsprechend der strengerer Ordnung, in der sie liegen (vgl. oben Fig. 53), auch regelmäßiger Wundholzmassen zu liefern

imstande sind als die über die Wundfläche vordringenden Kallusmassen.

Die Veränderungen, welche die vom Kambium unter dem Einfluß des Wundreizes gebildeten Zellen erfahren, gleichen keineswegs in allen Stücken den unter normalen Bedingungen entstandenen Abkömmlingen des Kambiums. Besonders leicht läßt sich ihr Entwicklungsschicksal auf der Xylemseite des „Lohdenkeils“ verfolgen, auf der wir mehr oder minder

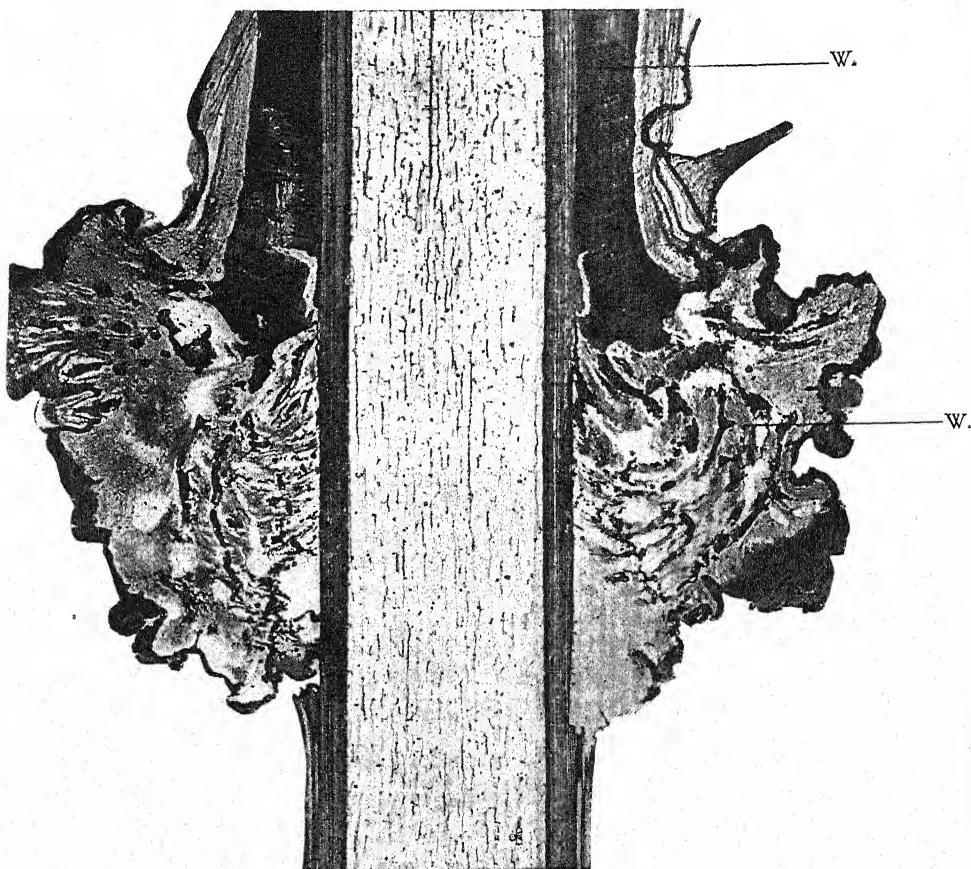


Fig. 78.

Kallus- und Wundholzbildung an einer Ringelung von *Rosa Beggeriana*.
W Wundholz. Vergr. 5 : 1. Nach KRIEG.

zahlreiche Elemente durch charakteristische Verdickung der Wände trachealen Charakter annehmen sehen. Diese Umwandlung erfolgt aber, wenn der auf die Gewebe wirkende Reiz hinreichend intensiv war, keineswegs derart, daß ähnlich umfangreiche und kontinuierliche Massen wohlcharakterisierter Xylemzellen entstehen, wie bei der normalen Holzproduktion, sondern so wie es in Fig. 79 und 80 zur Anschauung gebracht wird: Fig. 79 zeigt einige Zellreihen aus dem Lohdenkeil der Pyramidenpappel; der Differenzierungsprozeß, der zur Bildung trachealer Elemente führt,

hat aber nur einige in Gruppen beieinander liegende Zellen betroffen; sowohl in longitudinaler als auch in radialer Richtung sind die trachealen Elemente unter sich und auch von den dickwandigen Elementen des normalen Xylems durch dünnwandige Zellen getrennt.

Daß die Bildung der verholzten, dickwandigen Elemente auf gewisse Herde sich beschränkt oder in ihrer Nähe gefördert wird, zeigt noch deutlicher der Querschnitt durch einen etwa $11\frac{1}{2}$ Monate alten Lohdenkeil von *Ulmus montana*¹⁾. Die Grenze, welche das normale Xylem von dem abnorm gebildeten, dem Wundholz, trennt, ist leicht zu erkennen (*Gr*): behandelt man die Schnitte mit Phlorogluzin und Salzsäure, so hört an dieser Grenze vielfach die Rotfärbung unvermittelt auf; die unter dem Einfluß des Wundreizes gebildeten Zellen haben dünne und unverholzte Wände. Unmittelbar neben dem zartwandigen Gewebe kann aber auch, wie die Figur zeigt, sklerotisches auftreten. Fast ausnahmslos verlor an meinen Objekten das Markstrahlengewebe seine sklerotischen Eigenschaften unmittelbar an der Grenzlinie *Gr*; doch fehlte es nicht an Fällen, in welchen auch die an sklerotisches Xylemgewebe angrenzenden, äußeren Schichten der Markstrahlen auch ihrerseits sklerotisch sind, oder zwei benachbarte sklerotische Holzmassen durch eine den Markstrahl überschneidende sklerotische Gewebefuge in Verbindung gebracht werden. Bei *a* in Fig. 80 sehen wir ferner, daß auch in weichem Wundxylem sich sklerotische Inseln bilden — bei *b*, daß dünnwandige Xyleminseln allseits von sklerotischem Gewebe umschlossen werden können. — Je weiter wir uns von der Grenzlinie *Gr* entfernen, um so schmäler werden nicht selten die Gewebegruppen mit sklerotisch entwickelten Elementen — hierüber gibt Fig. 80 freilich keinen Aufschluß mehr.

Fig. 79.
Bildung trachealer Elemente im Wundholz.
Längsschnitt durch den Lohdenkeil eines Pyramidenpappelstecklings.
Phi Phloëmsseite; *X* Xylemseite.

der Wundflächen beobachtet hat; sie gehen aus Faszikular- und Interfaszikularkambium hervor. Daß die eigenartig gewundenen trachealen Stränge sehr häufig in sich selbst zurücklaufen, erinnert an die im Kallus von *Beta* u. a. gefundenen trachealen Zellgruppen (s. o. Fig. 59).

1) In beiden Fällen (Fig. 79 und 80) wurden die Zeichnungen nach Material angefertigt, das durch Stecklingkultur im Warmhaus während der Wintermonate gewonnen worden war.

2) ZIMMERMANN, Die Kukurbitazeen. H. 2 1922, 139, Fig. 87.

Während an den Stellen des Lohdenkeils, welchen Fig. 79 entnommen ist, der Wundholzbildung ein kallusartiges Stadium vorausgeht, oder die Wundholzmassen mehr oder minder vollkommen von kallusartig undifferenziertem Gewebe umgeben sind, schließt sich in größerem Abstand das Wundholz unmittelbar an das normale Holz an, ohne daß schmale oder breite Streifen undifferenzierten Gewebes sichtbar blieben.

Histologische Zusammensetzung des Wundholzes und der Wundrinde.

Die Querteilungen, die die Kambiumzellen an den Schnittflächen der Stecklinge und oft selbst noch in erheblichem Abstände von diesen

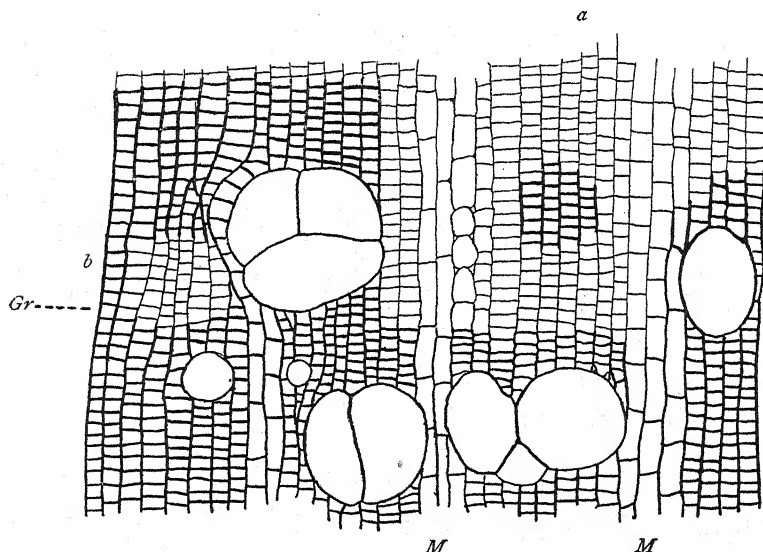


Fig. 80.

Bildung sklerotischer Elemente im Wundholz. Querschnitt durch den Lohdenkeil von *Ulmus montana*. Gr Grenzlinie zwischen normalem und Wundholz; M—M Markstrahlen; unter a eine Insel sklerotischen Gewebes; neben b Insel zartwandigen Gewebes. Die Zellenurisse der dickwandigen, verholzten Zellen sind mit starken Linien, die der zartwandigen mit schwachen Linien eingetragen.

erfahren, lassen in der Nähe der Wunde, wie DE VRIES¹⁾ auseinander setzt, eine kurzzellige Zone des Wundholzes entstehen. In größerem Abstände von der Wunde, in welchem keine Septierungen mehr erfolgen, entsteht eine langzellige Zone, die mit jener durch allerhand Übergangsformen verbunden ist. Namentlich bei Querschnitten reicht der Einfluß des Traumas auf die Qualität des neu gebildeten Holzes sehr weit — bei *Caragana arborescens* nach DE VRIES bis 7 cm weit. Der Bildung des unmittelbar nach der Verwundung entstehenden Holzes, das mit DE VRIES als primäres Wundholz zu bezeichnen ist, folgt sowohl in der kurz-

1) DE VRIES, Über Wundholz (Flora 1876, 59, 2). TRÉCUL, A., Observ. relatives à l'accroissement en diamètre des végét. dicot. ligneux (Ann. sc. nat. Bot., sér. III, 17, 250).

zelligen als auch in der langzelligen Zone die Ausbildung des sekundären Wundholzes: die Kambiumzellen nehmen allmählich wieder ihre normale Form an, indem sie sich gleitend zwischen ihre Nachbarinnen schieben; das Gewebe gewinnt auf diese Weise seine normale Zusammensetzung wieder. Beachtenswert ist dieser Übergang besonders in der kurzzelligen Zone, in welcher die kurzgliedrige Kambiumschicht allmählich durch die normal langzellige ersetzt werden muß: einige der kurzen Kam-

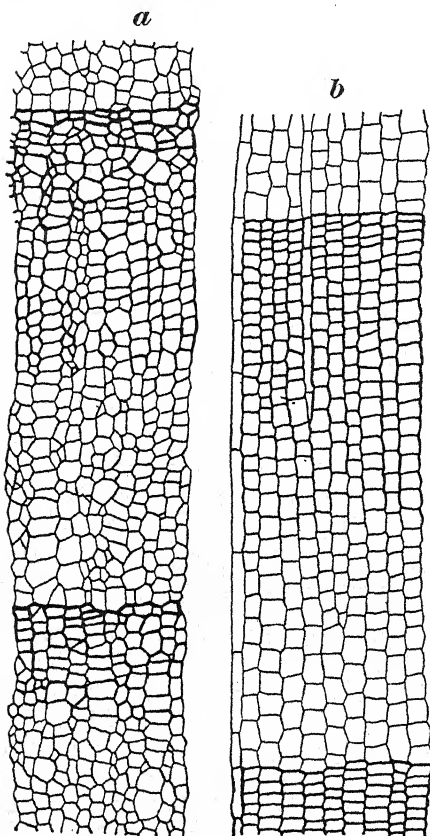


Fig. 81.

Unregelmäßig gebaute Radialreihen im Wundholz (a) neben normalem Querschnittsbild (b) (*Abies pectinata*). Nach NEEFF.

biumzellen wachsen in die Länge und verdrängen dabei die anderen. Die Prozesse des gleitenden Wachstums bringen Abweichungen des

Wundholzquerschnittsbildes vom normalen mit sich: Aufspaltung der Radialreihen und blindes Endigen der Reihen; Auflösung einer Holz Zellreihe in mehrere erfolgt, wenn sich durch gleitendes Wachstum benachbarte Zellen in jene Reihe schieben; wenn andererseits eine Kambiumzelle so starkes Breitenwachstum erfährt, daß sie ihre Nachbarin verdrängt, wird eine Holz zellenreihe blind enden¹⁾ (Fig. 81).

Die Unterschiede zwischen den Zellen des normalen Holzes und den des Wundholzes sind quantitativer und qualitativer Natur. Quantitative Unterschiede kommen in der geringen Lumenweite der Gefäße, der geringeren Länge der Gefäßglieder und Fasern (vgl. die Tabelle²⁾), ferner in der abweichenden Mischung der abnormen Xylemelemente zum Ausdruck, indem — sowohl in der kurz- wie in der langgliedrigen Zone — Parenchymzellen vorherrschen, die Fasern spärlich bleiben oder ganz fehlen.

Qualitative Unterschiede zwischen dem normalen und dem Wundholz spielen eine geringere Rolle und sind nur für eine beschränkte Zahl von Gewächsen bekannt. DE VRIES fand im Wundholz von *Caragana arborescens* echte Holzparenchymzellen, die dem Normalholz fehlen; die

1) NEEFF, Üb. polares Wachstum v. Pflanzenzellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, 61, 205, 254).

2) Nach KRIEG, Beitr. z. Kenntnis d. Kallus- u. Wundholzbildung geringelter Zweige u. deren histol. Veränd. Würzburg 1908. Zahlreiche Beiträge zur Kenntnis des Wundholzes und seiner histologischen Zusammensetzung bei HERSE, Beitr. z. Kenntnis d. histol. Erschein. bei d. Veredlung d. Obstbäume (Landwirtsch. Jahrb. 1908, 37, Ergänzungsbd. 4, 71), sowie bei JEFFREY, E. CH., Anat. of woody plants, 1922.

	Weite der Gefäße		Länge der Gefäßglieder		Länge der Fasern	
	Normalholz	Wundholz	Normalholz	Wundholz	Normalholz	Wundholz
	μ	μ	μ	μ	μ	μ
<i>Salix</i>	18—42	15—48	210—420	24—255	420—510	190—440
<i>Cornus</i>	30—48	12—42	246—360	72—360	300—480	180—480
<i>Populus</i>	30—60	12—42	240—360	12—330	360—540	210—480
<i>Syringa</i>	18—66	12—39	240—480	12—445	420—570	420—540
<i>Rosa</i>	18—72	12—90	270—330	30—240	360—510	330—510
<i>Aesculus</i>	12—42	8—30	260—540	8—540	480—570	180—530
<i>Ampelopsis</i>	18—144	12—90	192—395	18—330	360—570	240—570
<i>Vitis</i>	24—210	12—78	300—660	10—390	540—660	240—570

Parenchymzellen des Wundholzes sind insofern echte zu nennen, als sie sich nicht von parzellierten Kambiumzellen herleiten, sondern durch Teilung der von letzteren gelieferten prosenchymatischen Tochterzellen zustande kommen. Wie wir schon früher gehört haben, werden durch den Wundreiz auch diese zu abnormer Teilung angeregt. Ja selbst Tracheiden, die schon ihre Hoftüpfel, aber auch noch ihren lebendigen Inhalt haben, können sich querteilen (*Abies pectinata*, *Thuja occidentalis*¹⁾), so daß hofgetüpfelte Wundholzparenchymzellen zustande kommen. In verwundeten Wurzeln von *Sequoia gigantea* treten anomale Markstrahltracheiden auf²⁾ usw.

Eine sehr merkwürdige Erscheinung ist das Auftreten von Harzgängen im Wundholz, die durch Zellenlösung und Gewebeverfall zustande kommen und selbst im Wundholz von Bäumen auftreten, deren Normalholz keine Harzgänge besitzt. Wir werden in einem späteren Abschnitt noch auf diese Erscheinung zurückkommen.

Nur selten ist bisher die auffallende Erscheinung beobachtet worden, daß mitten im Wundholz Phloëmpartien auftreten; das typische Wundholz schließt sich in solchen Fällen entweder unmittelbar an die Phloëmgruppe an — oder häufiger nach Vermittlung durch kurzzelliges Parenchym³⁾.

Bei der Rückkehr zur normalen Holzproduktion sehen wir in der Nähe der Wundfläche allmählich diejenigen Elemente entstehen, die in größerem Abstände von jener schon unmittelbar nach der Verwundung entstanden waren, so daß, „was die Kombination und Ausbildung der Elemente betrifft, die gleichen Stadien zeitlich aufeinander folgen, wie beim primären Wundholz räumlich in verschiedenem Abstand von der Wunde“⁴⁾.

Daß die Breite der Xylemmassen, welche von dem Kambium innerhalb einer Vegetationsperiode in der Nähe der Wunde erzeugt werden, erheblich größer sein kann als die der normalen Zuwachszonen, wird

1) RAATZ, Üb. d. Thyllenbildungen in d. Tracheiden der Koniferenholzer (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 183).

2) JEFFREY, E. CH., Anat. of woody plants 1922, 73 (nach HOLDEN).

3) MÄULE, a. a. O. 1895, 23, 24; VEPREK, IDA, Z. Kennntn. d. anatom. Baues der Maserbildung an Holz und Rinde (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1902, **111**, Abt. I, 1153, 1163).

4) HERSE, a. a. O. 1908, 101.

namentlich an den Überwallungen umfangreicher Wunden und den „Krebsen“ (s. u. Fig. 93) erkannt. —

Daß der gleichzeitig mit den Schichten des Wundholzes entstehenden Wundrinde bisher nur gelegentlich eine nähere Untersuchung gewidmet worden ist, mag sich aus der geringeren Widerstandsfähigkeit und Haltbarkeit ihres Gewebes erklären. Ob die Markstrahlen der Wundrinde ebensolche starke Verbreiterung erfahren wie die des Wundholzes, verdient nähere Prüfung; nach VEPREK (*Quercus cerris*) ist es nicht der Fall (a. a. O.). Dieselbe Autorin fand die Wundrinde durch besonderen Reichtum an Kristallkammerfasern gekennzeichnet; Vermehrung der Raphiden in der Wundrinde rings um die Angriffsstellen eines *Loranthus* giebt ARENS¹⁾ für *Dracaena* an.

Faserverlauf in Wundholz und Wundrinde.

In je weiterem Abstand von der Wunde das Wundholz sich entwickelt, desto regelmäßiger ist sein Faserverlauf. In der Nähe der Wunde

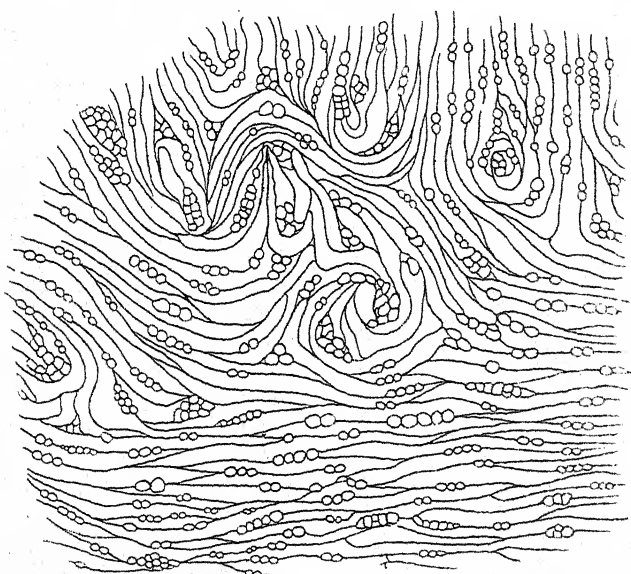


Fig. 82.

Abnormer Faserverlauf im Wundholz; tangentialer Längsschnitt aus dem Wundholz von *Abies cephalonica*. Oben Übergang zum normalen Faserverlauf, unten Verlauf der Fasern dem Wundrand entlang, in der Mitte die Knäuelzone. Nach MÄULE.

aber können all-
hand Abweichun-
gen vom normalen
Verlauf sich be-
merkbar machen,
die sich zum Teil
bereits aus den oben
geschilderten Vor-
gängen der um zahl-
reiche Xylemkerne
sich häufenden und
von mehreren un-
regelmäßig gestal-
teten Meristemen
abhängigen Wund-
holzbildung in dem
die Wundfläche
überragenden Kal-
lus (s. o. Fig. 78)
erklären — zum
Teil aber auch von
diesen entwick-
lungsgeschichtli-
chen Faktoren un-
abhängig sind; denn
auch da, wo die
Wundholzbildung
von einem zusam-

menhängenden Kambiumzylinder ausgeht, können starke Veränderungen im Faserverlauf eintreten, ja die Fasern können im Wundholz um 90° gegen die normal orientierten verschoben erscheinen, indem sie bei Querschnitten parallel zu deren Rande verlaufen, wie aus Fig. 82 ersichtlich.

1) ARENS, F., *Loranthus sphaerocarpus* auf *Dracaena* usw. Diss. Bonn (Zentralbl. f. Bakteriöl., Abt. II, 1911, 32, 564).

Dergleichen Anomalien im Faserverlauf sind bereits HARTIG, DE VRIES, VÖCHTING und SORAUER aufgefallen, von MÄULE eingehend beschrieben und namentlich neuerdings von NEEFF entwicklungsgeschichtlich untersucht worden ¹⁾.

NEEFF geht aus von den Veränderungen, die der Faserverlauf nach Dekapitation der Zweige erfährt: an der Verzweigungsstelle, welche unmittelbar unter der Wundstelle liegt, erfahren die Fasern, welche nach der Operation gebildet werden, eine „Umlagerung“ in dem Sinne, daß sie nicht mehr parallel zur Richtung der Hauptachse verlaufen, sondern der Ansatzstelle des Seitentriebes sich zuwenden (vgl. Fig. 83); bis um ca. 180° können die neuen Fasern gegen die alten verschoben erscheinen. Jeder Verlagerung geht, wie NEEFF gezeigt hat, die oben geschilderte Parzellierung der Kambiumzellen in mehrere parenchymatische Teilstücke voraus;

wenn diese allmählich wieder zur Herstellung der normalen prosenchymatisch gestreckten Initialen schreiten und sich in die Länge strecken, wachsen sie gleitend zwischen den Zellen benachbarter Reihen vorwärts und neigen sich dabei mehr oder minder steil gegen die normal orientierten Faserzüge (Fig. 84). Der Seitenzweig wirkt richtend auf das Wachstum der einzelnen Zellen,

indem er die Sproßpole der Kambiumzellen veranlaßt, zu ihm hinzustreben; die Wurzelpole der Zellen suchen ihren Anschluß basalwärts. Selbst zwischen die Zellen des Markstrahlenmeristems können die sich streckenden Kambiumteilzellen sich einschleiben, so daß eine Teilung der Markstrahlen erfolgt.

Ist der Abstand zwischen Dekapitationsstelle und Astansatz hinreichend groß, so stehen die an diesem gelegenen Kambiumzellen offen-

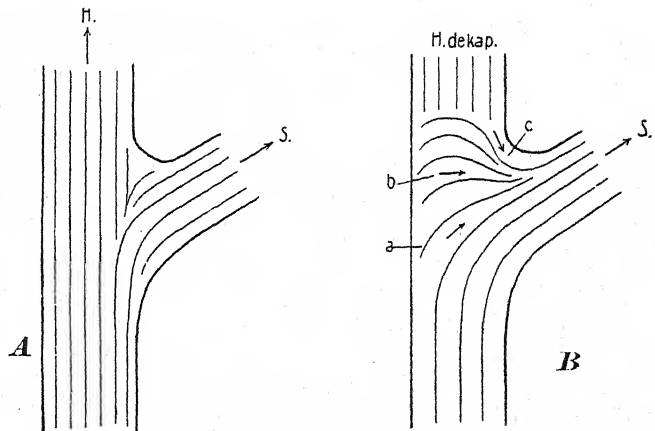


Fig. 83.

Einfluß des Seitenastes auf den Faserverlauf (*Tilia americana*, schematisiert). A Faserverlauf vor der Operation. B Dasselbe nach der Operation. H Hauptast, S Seitenast; bei a Verschiebung der Fasern um 45°, bei b um 90°, bei c um 180°. Nach NEEFF.

1) HARTIG, Üb. d. Beweg. d. Saftes in d. Holzpfl. (Bot. Zeitg. 1858, **16**, 329, 340); DE VRIES, a. a. O. 1876, 101 ff. u. a.; VÖCHTING, Üb. Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen 1892; SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh. 1909, 3. Aufl., **1**, 764; MÄULE, D. Faserverlauf im Wundholz (Bibl. bot. 1895, **33**); NEEFF, Üb. Zellumlagerung. Ein Beitrag z. exper. Anat. (Zeitschr. f. Bot. 1914, **6**, 465); JANSE, Les sections annulaires et le suc descendant (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1914, sér. II, **13**, 1); TEODORESCO & POPESCO, S. le tissu libérien et son rôle dans la circulation des subst. organiques chez les vég. supér. (Ann. scientif. Univ. de Jassy, 1915, **9**, 215); VÖCHTING, Unters. z. exper. Anat. u. Phys. d. Pflanzenkörpers 1918, **2**; NEEFF, FR., Üb. polares Wachstum v. Pflanzenzellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, **61**, 205).

bar nicht mehr unter dem unmittelbaren Einfluß des Traumas; bei *Tilia americana* sah NEEFF noch 6 cm unterhalb der Wunde die Kambiumzellen sich querteilen; in noch weiterem Abstand hörten die Teilungen auf und begannen erst wieder bei der nächsten Seitenastansatzstelle.

Dieselben Umlagerungen wie am Ansatz der Seitenäste erfolgen auch bei querverlaufenden Einschnitten, an den Rändern von Spiralwunden, an

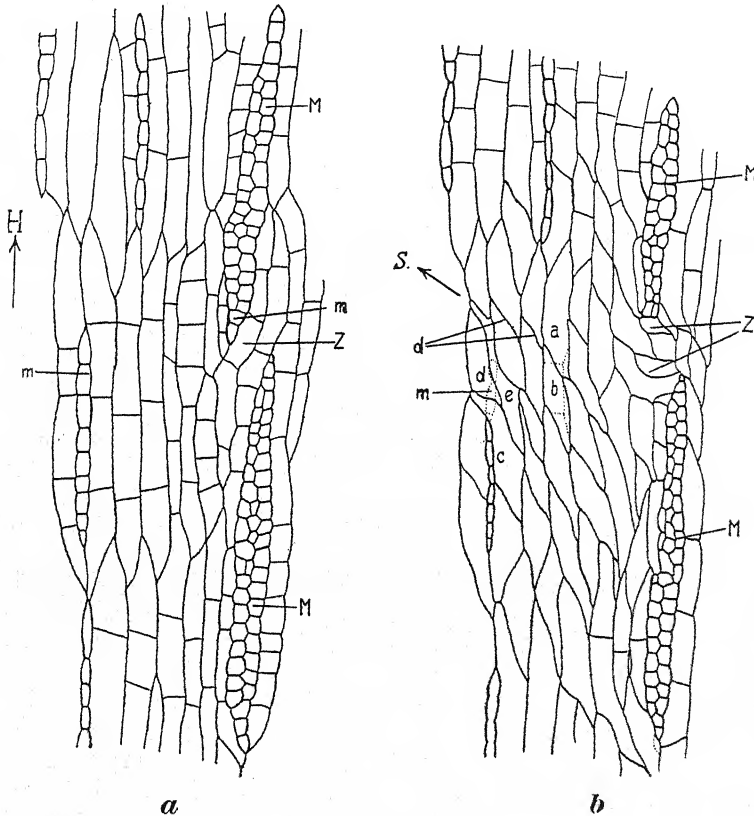


Fig. 84.

Umlagerung der Kambiumzellen nach Dekapitation unter dem Einfluß eines Seitenastes (*Tilia americana*). *a* Tangentialschnitt durch die jüngsten vor der Operation gebildeten Jungholzzellen am Astansatz. *b* Tangentialschnitt durch das Kambium am Astansatz nach der Operation. *H* Richtung des Hauptastes, *S* die des Seitenastes, bei *M* Markstrahlen; bei *a—e* Schiefstellung der Seitenwände der parzellierten Kambiumzellen, bei *m* und *z* radiale Verdrängung der Markstrahlzellen.

Nach NEEFF.

welchen die Fasern sich schließlich parallel zu den Wundrändern einstellen (vgl. Fig. 82). Die Richtung der Fasern wird hier stets derartig, daß die zustande kommenden Zellenzüge die Wunde umgehen. Oberhalb und unterhalb von Längswunden scheitern sich die Fasern, indem sie nach rechts oder links ausweichen (MÄULE, NEEFF). An Verwachsungsstellen, in der Wundholzkappe, die sich in jahrzehntelangem Wachstum über den Stümpfen von *Abies pectinata* oder *Picea excelsa* entwickelt, in verkehrt wachsen-

den Wurzeln und Achsen stellte NEEFF (a. a. O. 1922) analoge Umlagerungen fest.

Auf das Wachstum der Jungholzzellen bzw. ihrer Querteilungsprodukte wirkt der Seitenast keineswegs richtend; wohl aber können auch sie Elemente liefern, deren Verlauf zum Seitenaste hinweist, indem die quer verlaufenden Zellenzüge im Jungholz durch Resorption ihrer Längswände zu kurzgliederigen abnormen Gefäßen werden, welche die Wasserleitung unmittelbar zum Seitenast hin bewirken können (Fig. 85). Selbst die Markstrahlzellen scheinen an der Entstehung derartiger querverlaufender Gefäße teilnehmen zu können.

Analoge Veränderungen und Fusionen spielen sich auch im Rinden- teil ab, in welchem NEEFF querverlaufende, kurzgliederige Siebröhren auffand, die unter unmittelbarer Beteiligung des Markstrahlgewebes aus dem parenchymatischen Produkt der jungen Phloëmelemente entstanden waren.

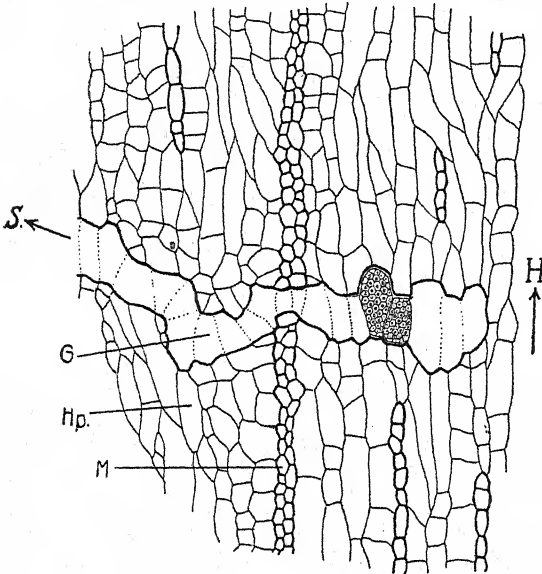


Fig. 85.

Querverlaufendes Gefäß (G) in einem dekapitierten Zweig von *Tilia americana*. H Richtung des Hauptastes, S die des Seitenastes, Hp Holzparenchym, G Gefäß. Nach NEEFF.

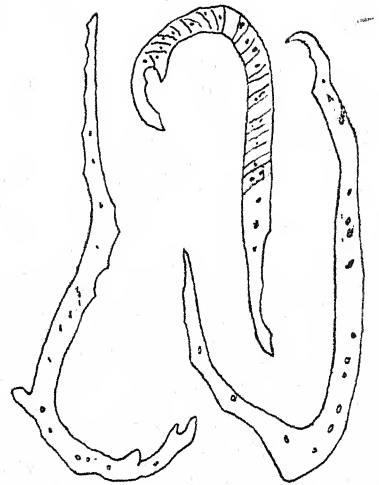


Fig. 86.

Abnorm gestaltete Wundholztracheiden von *Cydonia japonica*, teils mit, teils ohne Schraubenband. Nach VÖCHTING.

Abweichungen vom regelmäßigen Längsverlauf der Fasern sind als Drehwuchs von der normalen Anatomie vieler Bäume gut bekannt¹⁾. Es scheint, daß unter dem Einfluß gröblicher Verwundungen die Erscheinung des Drehwuchses weitgehend und zu auffallend flachen Schraubengängen gesteigert werden kann (*Syringa*), die mit den des Granatapfelbaums wetteifern, stellenweise diesen durch ihren hohen Drehungswinkel übertreffen. Vielleicht hängt hiermit die wohlbekannte Erscheinung zu-

1) Näheres z. B. bei NEGER, FR. W., Biol. d. Pfl. 1913, 369 ff.; BÜSGEN, M., Bau u. Leben d. Waldbäume, 2. Aufl., 1917, 87.

zusammen, daß an exponierten Standorten der Drehwuchs der Stämme besonders auffällig werden kann. —

Weitere Anomalien im Faserverlauf kommen durch die an vielen Wundholzbildungen auffälligen Knäuelbildungen zustande, in welchen besonders tracheale und faserähnliche Anteile des Wundholzes wirbelartig ineinander gedreht sich zeigen.

Solche Wirbelbildungen finden sich nicht nur an der Grenze zwischen verschiedenartig orientierten Anteilen des Wundholzes (Fig. 82), sondern auch unabhängig von derartigen Richtungsdivergenzen zwischen den normal verlaufenden Anteilen. Isolierte Zellen aus Wundholzknäueln zeigt Fig. 86.

Dieselben Anomalien im Faserverlauf finden sich auch in der Wundrinde (VÖCHTINGs Beobachtungen an *Cydonia japonica*¹⁾).

Wie bereits von mehreren Autoren festgestellt worden ist, trifft man die Knäuel verzugsweise oder ausschließlich auf tangential gerichteten Längsschnitten des Wundholzes²⁾.

Auch in parenchymatisch gebauten Geweben können die Zellen so angeordnet sein, daß Wirbelbildungen entstehen, — OHMANN beschreibt sie für das Mark³⁾; wirbelartig gruppierte tracheale Parenchymzellen sind im Kallusgewebe häufig (*Populus*, *Taraxacum*).

Wir werden im nächsten Abschnitt und namentlich eingehend bei den entwicklungsmechanischen Erörterungen des „Allgemeinen Teiles“ auf die Knäuelbildungen zurückzukommen haben.

Alle hier beschriebenen Anomalien im Verlauf der Fasern bedingen Strukturen, die als maserige (gemaserte) bezeichnet werden. Von Masern oder Maserkröpfen pflegt man bei allen denjenigen abnormen Holzbildungen zu sprechen, die schon äußerlich als Schwellungen der sie produzierenden Pflanze sichtbar sind⁴⁾.

Abnorme Kambien in Mark und Rinde.

Kambium und Kambialkallus sind zwar die weitaus wichtigsten Wundholzproduzenten, doch sind auch andere Gewebe befähigt, Xylemassen zu entwickeln, die den bisher geschilderten und als Wundholz bezeichneten in allen wesentlichen Punkten gleichen.

Daß im Kallus des Markes und der Rinde Wundholz durch Umwandlung der Kalluszellen in tracheale Elemente und nach Neubildung holzliefernder Meristeme entstehen kann, war schon oben zu erwähnen.

1) VÖCHTING, a. a. O. 1892, 136.

2) Knäuel aus dem Wundholz der *Abies pichta* bildet *ARCULARIUS* ab (s. u.).

3) OHMANN, Üb. d. Art u. d. Zustandekommen d. Verwachsung zweier Pflropfsymbionten (Zentrabl. f. Bakteriell., Abt. II, 1908, 21, 232, 252).

4) Die in der Literatur als Masern beschriebenen Gebilde sind ätiologisch, entwicklungsgeschichtlich und histologisch offenbar recht ungleichwertig. Ich verweise auf SORAUERS Handbuch und begnüge mich, einige neuere Arbeiten aus der reichhaltigen Literatur noch zu nennen: *ARCULARIUS*, R., Ein Fall v. Wurzelkropf bei *Abies pichta* usw. Diss. Erlangen 1897; JÄGER, J., Über Kropfmaserbildung am Apfelbaum (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1908, 18, 257); LAUBERT, Rätselhafte Kropfbildungen an Eichen, Birken u. Rosenzweigen (D. landwirtsch. Presse 1910, 211); LARCHER, Contrib. à l'étude des tumeurs de la tige et de ses ramifications (C. r. congr. internat. pathol. comp. Paris 1912); WULFE, TH., Stud. üb. heteroplast. Gewebewuch. am Himbeer- u. Stachelbeerstrauch (Ark. f. Bot. 1908, 7, Nr. 14); SPERLICH, Wurzelkropf bei *Gymnocladus canadensis* LAM. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1913, 23, 321). DUYSEN, F., Holzwucherungen (Sitzungsber. naturf. Freunde Berlin 1918, 67).

Sie gleichen den bisher beschriebenen Wundholzgebilden auch darin, daß sie dieselbe Faserorientierung, dieselben Knäuelbildungen aufweisen können, die soeben zu schildern waren. Dasselbe gilt für die Kallusmassen, die aus dem Grundgewebe verletzter Blätter sich entwickeln, und die in ihnen



Fig. 87.

Knäuelbildung im Markstrahlgewebe; tangentialer Längsschnitt durch den sekundären Zuwachs einer schrägen Kopulation von *Tilia euchlora* auf *T. platyphyllos*.
Nach OHMANN.

liegenden Xylemkerne. Allerdings hat es bei diesen, soweit meine Erfahrungen reichen, meist mit der Ausbildung isolierter parenchymatischer Tracheiden sein Bewenden; reichlichere Mengen trachealer Elemente treten beispielsweise in Form isolierter kugeligter Zellengruppen im Kallus losgelöster *Vicia*-Kotyledonen auf. Auch hier finden wir die Knäuelbildungen in bescheidener Form wieder.

Überraschend ist, daß Mark und Rinde auch ohne Vermittlung eines Kallus Wundholzmassivs oder wundholzähnliche Massen wechselnder Größe in sich entstehen lassen können. Es wird sich bei ihrer Schilderung empfehlen, diejenigen Holzkerne, die nachgewiesenermaßen oder vermutlich nach Verwundung sich entwickeln, gleichzeitig mit den ihnen ähnlichen zu besprechen, die anscheinend unabhängig von traumatischen Störungen entstehen.

Ein dem normalen nicht unähnliches Kambium fand BEYERINCK¹⁾ im Mark der Stengel von *Brassica oleracea*, wenn in ihm sich Höhlungen gebildet hatten; die Gewebeproduktion war invers: nach außen wurde Holz, nach innen Rinde gebildet.

Unter dem Einfluß der Verwundung ist offenbar die von MÄULE²⁾ beschriebene intraxyläre Bildung entstanden: in Zweigen von *Evonymus europaea*, aus deren Rinde rechteckige Stücke herausgenommen worden waren, begannen sich die zwischen Mark und Markkrone liegenden Zellen zu teilen; aus dem neuen Gewebe differenzierten sich ein Kambium, das nach innen Xylem, nach außen Phloëm lieferte, ferner eine neue Rindenzone und eine neue Korkschicht, so daß innerhalb des alten Holzkörpers alle Zonen einer typisch gebauten Achse sich entwickelten.

Noch komplizierter sind die Vorgänge, die KRIEG³⁾ an geringelten Zweigen von *Vitis vinifera* im Mark an der Ringelungsstelle entstehen sah. Es bildeten sich zunächst meristematische Zellennester und an ihrer Peripherie zwei konzentrische Kambiumringe. Das äußere der beiden Kambien bildete nach innen Phloëm, nach außen Xylem, das innere gleich in seiner Produktion dem typischen Verdickungsring; das Holz war besonders parenchymreich. Ebenfalls auf Wundreiz zurückzuführen sind schließlich die trachealen Zellgruppen, die PRILLIEUX im Mark verschiedener Stecklinge (*Coleus*, *Ageratum*, *Achyranthes* u. a.) entstehen sah⁴⁾, und die Holzmasern, die in Mark und primärer Rinde von *Acer pseudo-platanus*, seltener bei *Plectranthus fruticosus* nach Verwundung der Vegetationspunkte entstehen⁵⁾. Die von JACCARD beschriebenen Tracheidenknäuel im Markzwischenstück von *Picea excelsa* scheinen mit Verwundung nichts zu tun zu haben⁶⁾.

* * *

Wie im Mark, können auch in der Rinde — außerhalb oder noch innerhalb des Phloëms — unter dem Einfluß der Verwundung neue Kambien entstehen, welche Wundholz und Wundrinde liefern.

Diese Kambien folgen entweder der Richtung des normalen Verdickungsringes und produzieren sekundäre Gewebe, deren Form die der entsprechenden normalen wiederholt — oder es entstehen rindenbürtige

1) BEYERINCK, Beob. u. Betracht. üb. Wurzelknospen u. Nebenwurzeln. Amsterdam 1886, 11.

2) MÄULE, a. a. O. 1895, 27.

3) KRIEG, a. a. O. 1908, 8, tab. VII u. ff.

4) PRILLIEUX, S. les formations ligneuses qui se produisent dans la moelle des boutures (C. R. Acad. Sc. 92, 1479).

5) KARZEL, R., Untersuchungen über die Regeneration von Sproßspitzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, 63, 111, (125).

6) JACCARD, Wundholzbildung im Mark von *Picea excelsa* (Ber. d. D. bot. Ges. 1910, 28, 62); Étude anatom. de bois comprimés (Mitteil. Schweiz. Zentral.-Anstalt forstl. Versuchswesen 1910, 10, 53).

hohlkugelähnliche Kambien, die mehr oder minder umfangreiche Wundholzkern entstehen lassen.

Daß nach Verwundung in der Rinde ein neues extrasfaskikulares Kambium entsteht, das ungefähr äquidistant mit dem normalen verläuft und ähnlich geformte Gewebelagen bildet wie dieses, scheint ein seltener Fall zu sein.

SCHILBERSZKY¹⁾ gelang es, in Stengeln von *Phaseolus multiflorus* durch Verwundung eine Vermehrung der Leitbündelgewebe anzuregen, und sah „die an den Phloëmbündeln knapp anliegenden, also die an die innersten Schichten der parenchymatischen Primärrinde anstoßenden Zellgruppen sich nach vorhergegangener Beschädigung (durch Unterbrechung des ringartig zusammenschließenden Gefäßbündelzylinders) zu Teilungen anschicken und so zu Folgemeristem sich gestalten“.

Die neu entstandene meristematische Zone verhält sich ebenso wie das Kambium und liefert Xylem und Phloëm in derselben Orientierung wie der normale Verdickungsring. Fig. 88 zeigt eine Partie aus dem Querschnitt des

Phaseolus-Stengels: außerhalb der Hartbastbündel ist der neu entstandene Xylem- und Phloënteil sichtbar.

Xylemproduzierende rindenbürtige Kambien, die um ein extrasfaskikulares Zentrum sich legen, sind gar nicht selten.

Wie die im Kallus entstandenen Tracheidengruppen können auch Zellen und Zellengruppen der normalen Rinde den Mittelpunkt abgeben, um welchen die Meristem- und später die Holzbildung erfolgen.

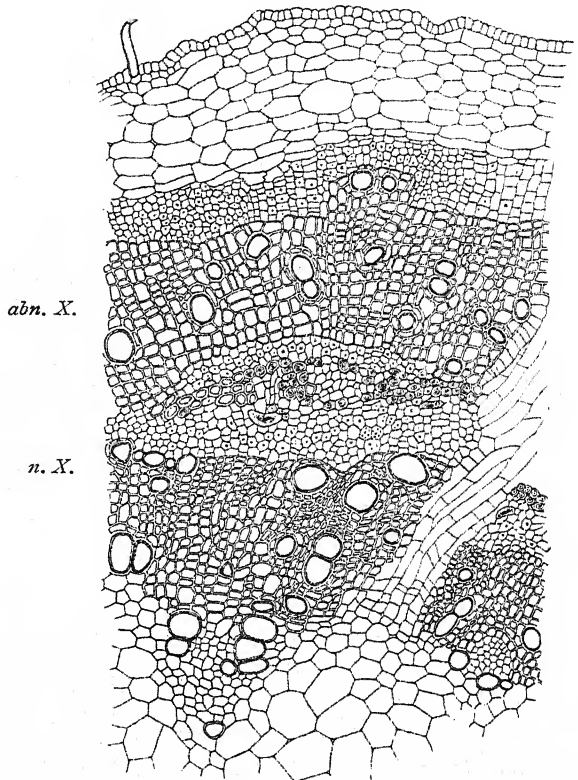


Fig. 88.

Extrasfaskikulares Xylem und Phloëm. Querschnitt durch den Stengel von *Phaseolus multiflorus*: oberhalb der normalen Hartbastbündel sind die nach Verwundung entstandenen abnormen Leitbündel zu sehen. *n. X.* normales Xylem, *abn. X.* das nach der Verwundung entstandene abnorme Xylem. Rechts ein Markstrahl. Nach SCHILBERSZKY.

1) SCHILBERSZKY, Künstlich hervorgerufene Bildung sekundärer (extrasfaskikulärer) Gefäßbündel b. Dikotyl. (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, 10, 424).

Eingehende anatomische Schilderungen hat SORAUER für die „Knollenmaser“ der Kernobstbäume¹⁾ gegeben, die nach ihm „gern in der Nähe von überwallenden Wundflächen“ sich zeigen und dadurch wie durch ihren histologischen Bau in die Nähe der Wundreaktionen der Pflanzen rücken.

SORAUER fand knollige Holzkörper in der Rinde von *Pirus malus*. In ihrem Zentrum lagen ein oder zwei durch verholztes Parenchym getrennte Hartbastbündel. Um diese „lagern sich zunächst annähernd isodiametrische, stumpf aufeinander sitzende, meist stärkeführende Zellen von Holzparenchym in strahliger Lagerung“. Allmählich geht diese Zone über „in engere, derbwandigere, bereits etwas in die Länge gestreckte, horizontal oder schräg verlaufende Holzparenchymzellen, zwischen welchen ebenso kurze, weite, einfach getüpfelte Gefäßzellen eingestreut liegen. Diese Gruppen sind bereits durch annähernd kubische, in 1—3 Reihen liegende Markstrahlzellen in zahlreiche Bündelkreise geteilt. — Je weiter sich nun die Zellelemente vom Zentrum entfernen, um so schärfer tritt der Unterschied zwischen Markstrahlparenchym und langgestrecktem Fibrovasalgewebe auf. Nahe dem Zentrum schon beginnt ferner die Erscheinung, die sich durch den ganzen in verschiedene Jahresringe geteilten Holzkörper geltend macht, daß nämlich die eine, zwischen zwei Markstrahlen vorhandene Bündelpartie einen anderen Verlauf ihrer Elemente zeigt, als die dicht daneben liegende. Während das Messer die Zellen und Gefäße des einen Bündels fast quer durchschneidet, trifft es die des benachbarten Bündels in der Längsrichtung“. — Von den hier geschilderten weichen manche Knollenmasern insofern ab, als ihrem Zentrum das Hartbastbündel fehlt; statt dessen findet sich eine Gruppe Rindenparenchymzellen.

Im wesentlichen den beschriebenen gleich sind die isolierten Holzkörper, die SORAUER in einem Zweige von *Pirus communis* fand, an der eine einseitige flache Anschwellung auffiel. „Der Querschnitt durch die Mitte der Anschwellung zeigte neue isolierte, aber einander seitlich fast berührende Holzkörper, welche sämtlich von dem zentralen Holzzylinder des Zweiges durch eine normale Kambium- und sekundäre Rindenzone getrennt waren. Jedes dieser Holzbündel trug im Zentrum eine Hartbastgruppe und hatte auch den Bau des Zentrums einer Knollenmaser bei dem Apfel. Nur waren die Holzzellen und Gefäße nicht schalenförmig allseitig um das Zentrum gelagert, sondern parallel der Längsrichtung des Zweiges gestreckt; es waren also keine Holzknollen, sondern kurze Holzstränge, die, weiter abwärts verfolgt, immer dünner wurden, bis sie eine einfache, aus verholztem Parenchym gebildete, schwache, ringförmige Bastumwallung darstellten.“ Nach oben näherten sich die Stränge immer mehr dem zentralen Holzkörper und vereinigten sich schließlich mit ihm.

Fig. 89 zeigt die in verschiedener Höhe genommenen Querschnitte durch den die Knollenmasern bergenden Teil des Birnbaumzweiges.

Analoge Holzkörper fand HERSE²⁾ wiederholt in Apfelveredelungen, also ebenfalls nach traumatischen Eingriffen in den normalen Fortgang

1) SORAUER, D. Knollenmaser d. Kernobstbäume. (Landwirtsch. Versuchsstat. 1879, **29**, 173); Handb. der Pflanzenkrankh., 2. Aufl. 1886, **1**, 726; 3. Aufl. 1909, **1**, 851 ff.

2) HERSE, a. a. O. 1908, 87. Vgl. auch VOGES, a. a. O. 1913, der die in Rede stehenden Bildungen als abnorme Präventivknospenbildungen anspricht.

der Gewebebildung. Einmal sah HERSE ein Bastfaserbündel mit Kambium und sekundärem Holz sich umschalen; Spuren von zerdrückten Zellen in der Umgebung der Bastfasern sprachen dafür, daß eine lokale Verwundung (Gewebezerreißung oder ähnliches) die Bildung des Holzkernes angeregt hatte.

In diesen Kreis von Erscheinungen sind auf ihre histologischen Charaktere hin auch die isolierten, holzigen Gewebskerne zu rechnen, die

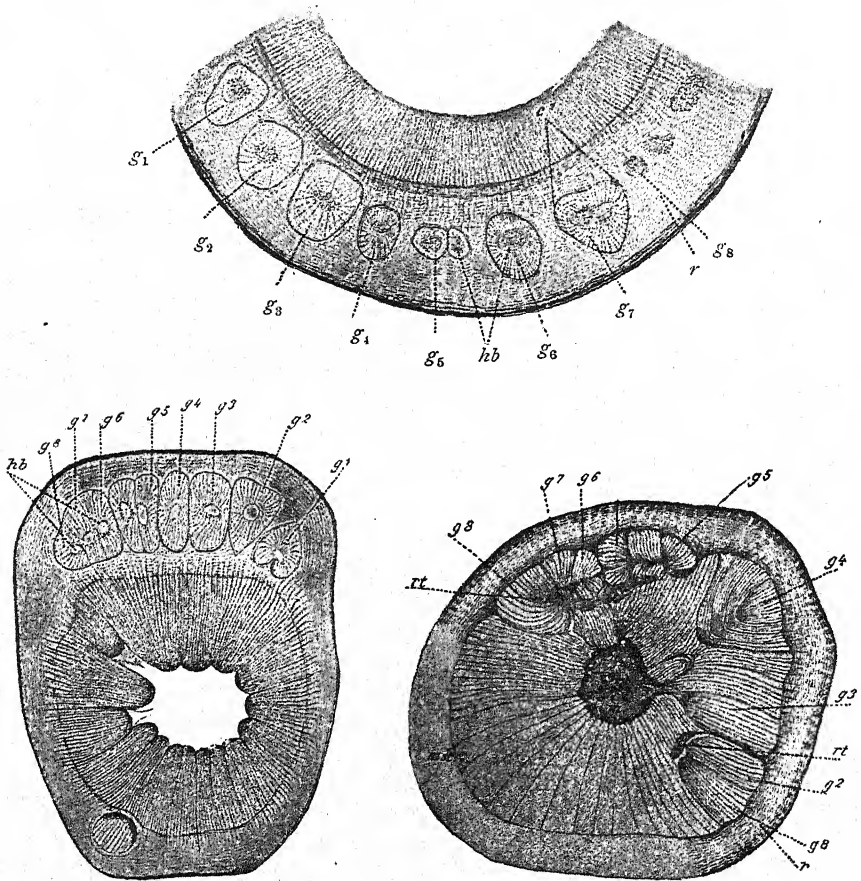


Fig. 89.

Knollenmasern. Querschnitte durch einen Zweig von *Pirus communis* in verschiedenen Höhen; *hb* Hartbastbündel, die von Holzmänteln (*g*₁—*g*₈) umgeben worden sind. *r* Rinde, *rt* abgestorbene Rinde. Nach SORAUER.

in der Rinde von *Fagus silvatica* liegen (Fig. 90), und die von KRICK als „Rindenknollen“ eingehend beschrieben worden sind¹⁾; hinsichtlich ihrer Entwicklung und ihrer histologischen Zusammensetzung zeigen sie noch größere Mannigfaltigkeit als die eben erwähnten Obstbaummasern. Sie entstehen entweder im Anschluß an Präventivknospen oder schwache Kurztriebe, die sich vom Holzkörper des Mutterstammes getrennt haben

1) KRICK, Üb. d. Rindenknollen d. Rotbuche (Bibl. bot. 1891, 25).

— ihr Kambium leitet sich alsdann entwicklungsgeschichtlich von dem normalen Verdickungsring ab, insofern es wenigstens anfänglich mit ihm in Verbindung stand —; oder sie bilden sich unabhängig von Knospe und Kurztrieb ohne jede Verbindung mit dem Mutterstamm. In dem letzteren Fall unterscheidet KRICK zwischen Knollen mit zentralem Holzkörper und solchen, welche Korkgewebe im Zentrum umschließen.

Bei der Loslösung der Knospen und Kurztriebe vom Xylemkern des Hauptstammes sind Verwundungen unausbleiblich, die man ätiologisch mit der nachfolgenden Bildung wundholzähnlicher Gewebemassen in Ver-

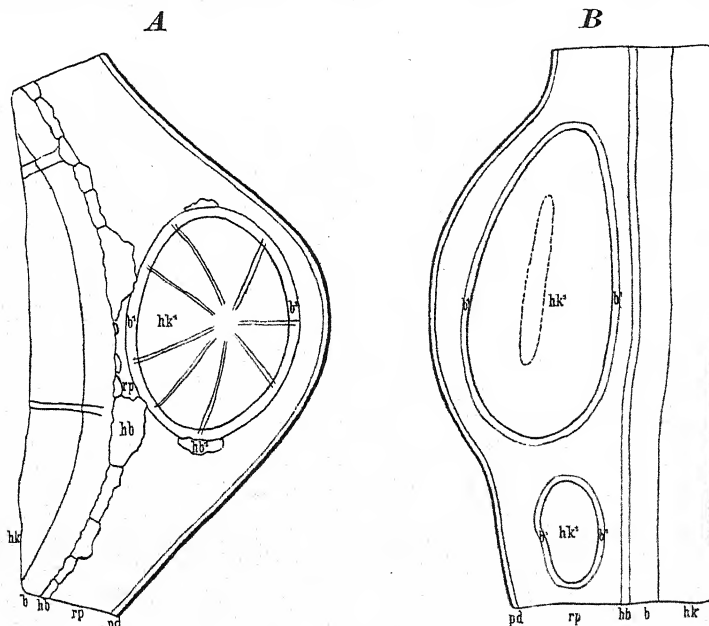


Fig. 90.

Rindenknollen (*Fagus silvatica*). *A* Querschnitt durch einen Zweig und die Rindenknolle *a*; *B* Längsschnitt, auf welchem eine größere (*b*) und eine kleinere Rindenknolle getroffen sind; *pd* Periderm; *rp* Rindenparenchym; *hb* Hartbast; *b* Weichbast; *hk* Holzkörper des die Knollen tragenden Astes; *hb'*, *b'*, *hk'* die entsprechenden Gewebe der Knollen. Nach KRICK.

bindung bringen könnte; bei der zweiten Gruppe, welche unabhängig von Seitenknospen zu sein scheint, ist es noch fraglich, ob irgendwelche Wundreize bei ihrer Entstehung im Spiele sind.

Sehr deutlich wird der kausale Zusammenhang zwischen Rindenknollen und Verwundung bei der Linde: bei *Tilia platyphyllos* fand ich sehr zahlreiche Rindenknollen an alten, längst verheilten Astwunden; auf den Überwallungsmassen waren Adventivknospen sichtbar und neben ihnen Holzkerne von wechselnder Größe, die teils noch den Zusammenhang mit einer Knospe oder dem aus einer solchen entstandenen Zweiglein erkennen ließen, teils nichts mit solchen zu tun hatten ¹⁾.

1) Umwallungswülste von Wundholz entstehen nicht nur über Wundflächen, sondern auch an der Basis von abgestorbenen, ansehnlich dicken Zweigen; der neu entstehende Holzkörper bildet einen dicken, wulstigen Ring um sie. Sehr auffällige

Die Anomalien im Bau des Rindenknollenholzes sind dieselben, welche das Wundholz aufweist. Fig. 91 zeigt eine Gruppe von Faserknäueln aus den Rindenknollen der *Castanea vesca*¹⁾, die nächste Abbildung (Fig. 92) veranschaulicht den sektorenweise erfolgenden, schon von SORAUER (s. o.) beobachteten Wechsel zwischen verschiedenartig orientierten Faserzügen.

Rindenknollen sind noch für eine Reihe weiterer Holzpflanzen bekannt; eingehende Beschreibung für die an *Sorbus* gefundenen hat GERNET geliefert²⁾.

Äußere Form und Entwicklungsdauer des Wundholzes.

Eine bestimmte äußere Form kommt dem Wundholzkörper nicht zu. Seine Form wird in erster Linie durch die der Wundfläche bestimmt; nach Quer- und Längsschnitten entsteht daher ein anders gestalteter Wundholzkörper als an Ringel-, Spiralschnitten u. dgl. Stets paßt sich der Wundholzkörper in seiner Form den gebotenen Raumverhältnissen an. Große Wund-

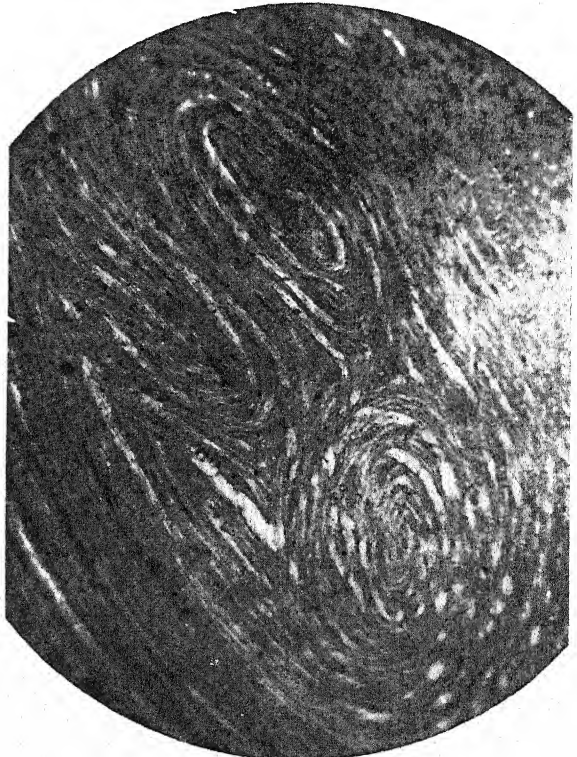


Fig. 91.

Faserknäuel. Gruppe verschieden orientierter Knäuel zwischen normal gerichteten Faserzügen; Rindenknollen von *Castanea vesca*.

Bildungen dieser Art sind mir von *Populus tremula* bekannt. Offenbar handelt es sich bei ihnen im wesentlichen um dieselben Bildungen wie bei der Umwallung von Knospen und der dadurch herbeigeführten Bildung von Rindenknollen.

1) Nähere Untersuchungen über die Genese dieser Rindenknollen, die vermutlich auf Präventivknospen zurückzuführen sind, liegen noch nicht vor.

2) Von der älteren Literatur über die Rindenknollen nenne ich TRÉCUL, Mém. s. le développ. des loupes et des broussins (Ann. sc. nat. botanique, sér. III, 1853, 20, 65; GERNET, Über die Rindenknollen von *Sorbus aucuparia* (Bull. soc. nat., Moscou 1860); HARTIG, Th., Anat. u. Phys. d. Holzpfl. 1878, 231; HARTIG, R., Lehrb. d. Baumkrankh. 1889, 211; TAMMES, Üb. eigentümlich gestaltete Maserbildungen an Zweigen von *Fagus silvatica* LINN. (Rec. trav. bot. néerland. 1904, 1, 81); SORAUER, a. a. O., 3. Aufl., 1909, 854; KUYPER, Een paar eegenaartige verschijnselen bij *Hevea brasiliensis* (Bull. Dep. Landb. Surinam 1913, 30, 48; vgl. Bot. Zentralbl. 1914 126, 8); Maserbildung bei *Hevea brasil.* (Rec. trav. bot. néerland. 1913, 10, 137; daß die Holzknollen auch an der einer Zapfstelle gegenüberliegenden Seite des Stammes gefunden werden, beweist nichts gegen die Vermutung, daß auch hier traumatische Reize die Bildung der Knollen fördern oder hervorrufen); VINCENS, F., S. les formations lign. anormales de l'écorce de l'*Hevea brasil.* (C. R. Acad. Sc. Paris 1920, 171, 871).

flächen werden allmählich überwältigt, indem vom Rande her Wundholz und Wundrinde zentripetal wulstartig vorwärts wachsen (Fig. 93), schließlich zusammentreffen und durch Verwachsung die Wunde endgültig schließen.

Für unsere Betrachtungen ist es gleichgültig, ob das Kambium durch Verwundungen, durch zufällige oder absichtlich beigebrachte mechanische Eingriffe in seine Integrität, zur Bildung von Überwallungswülsten angeregt wird oder nach lokaler Schädigung durch Frost solche bildet. Bringt der Frost Kambiumstellen von beliebigem Umfang zum Absterben, und

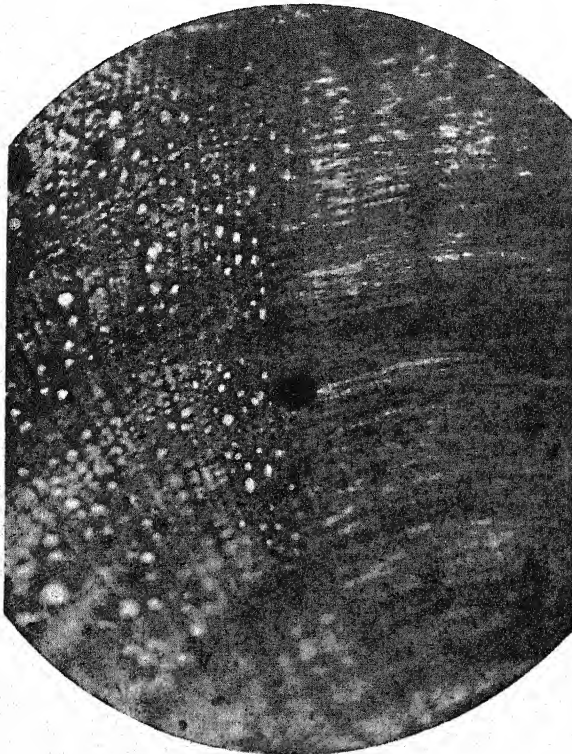


Fig. 92.

Wechsel in der Richtung der Fasern. Quer- neben Längsschnittansicht der Fasern und Gefäße aus einer Rindenknolle von *Castanea vesca*.

wird die tote Stelle später durch Wundholzwülste unvollkommen umwallt, so spricht man von Krebs (Frostkrebs usw.); entstehen durch Bersten des Holzes die sogenannten Frostrisse, so nennt man die bei ihrer Verheilung entstehenden Wundholzmassen Frostleisten. Über die Bedeutung und die Verbreitung dieser Erscheinungen geben die Handbücher der Phytopathologie ¹⁾ nähere Auskunft.

Die Entwicklungsdauer des Wundholzes schwankt ebenso wie die des Kallus mit den äußeren Verhältnissen innerhalb weiter Grenzen. Bekannt ist, daß beim „Krebs“ die Überwallungswülste entsprechend der größeren Empfindlichkeit ihrer parenchymreichen und besonders wasserhaltigen Gewebe alljährlich

im Winter unter der Einwirkung der Kälte zugrunde gehen, so daß im folgenden Jahre der geschädigte Baum durch abermalige Umwallung seine Wunde zu heilen „sucht“. Unter diesen Umständen kann viele Jahre hindurch Wundholz gebildet werden, dessen Wülste sich terrassenartig übereinander legen. „Geschlossener Krebs“ liegt vor, wenn die Wundfläche bis auf einen schmalen Spalt verschlossen wird; bleibt eine breite Wundfläche frei, so handelt es sich um „offenen Krebs“ (Fig. 93). Mit jedem

1) Vgl. z. B. FRANK, Krankh. d. Pfl. 1895, 2. Aufl., 1, 207 ff.; SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh., 3. Aufl., 1909, 1, 584 ff.; KLEBAHN, Grundzüge d. allg. Phytopath. 1912, 30 ff.

neuen Umwallungsring gewinnt der Krebs an Umfang; er kann schließlich den ganzen Stamm umfassen. —

Die in Fig. 94 dargestellte ungewöhnlich starke Wucherung eines Eichenzweiges, die möglicherweise auf Trauma zurückzuführen ist, besteht ganz vorzugsweise aus Rindengewebe; sie ist dadurch besonders auffallend, daß hier scheinbar eine bestimmte äußere Gestalt angestrebt wird. Die testudinariaartige Form kommt aber lediglich dadurch zustande, daß die zuerst gebildeten äußeren Schichten gesprengt werden.



Fig. 93.



Fig. 94.

Fig. 93. Offener Krebs. Stück eines Zweiges von *Pirus malus*. Fig. 94. Rindenwucherung an *Quercus*.

4. Wundkork.

Kallusbildung — auch wenn sich ihre Produkte in bescheidensten Größenverhältnissen halten — ist nicht denkbar ohne anomales Zellwachstum.

Es gibt eine zweite Kategorie von Wundgeweben, die in erster Linie durch den Vorgang der Zellteilung gekennzeichnet werden, die sich an irgendwelchen Anteilen ohne vorausgegangenes Wachstum im Sinne einer „Furchung“ abspielt — oder nach mehr oder minder lebhaftem Wachstum der Zelle meist mehrere Male in gleicher Richtung vor sich geht, so daß zumeist flache plattenförmige Zellen entstehen. Wundgewebe dieser Art nennen wir Wundkork. Die Tatsache, daß zwischen ihm und dem

Kallus zahllose Zwischenformen vermitteln, tut der Verwendbarkeit dieses Einteilungsprinzips keinen Abbruch.

Einfachste Beispiele für die hier gekennzeichneten Prozesse liefern uns so einfache Gebilde, wie es einzellreihige Haare sind: in verstümmelten Haaren von *Saintpaulia ionantha*, *Coleus Rehneltianus* u. a.¹⁾ erfolgen Teilungen der intakten Zellen, die im Sinne der normalen Haarseptierung

und parallel zueinander die Haarzellen in schmale Zylinderplatten zerlegen (Fig. 95 a).

Mannigfaltiger sind die Vorgänge und Produkte bei zellenreichen Gewebemassivs. Nach Verwundung von Wurzeln, Knollen, Rhizomen, oberirdischen Achsen, Blättern, Blütenteilen und Früchten bilden sich vielfach in meist unmittelbarer Nachbarschaft der Wundfläche mehrere Schichten reihenweise geordneter Zellen. Da die neu entstandenen Wände auf die bekannten Reagentien (Schwefelsäure, Chlorzinkjod, Sudan III usw.) ebenso reagieren wie die des Korkes, da das abnorme Gewebe in der Anordnung seiner Elemente mit dem Kork übereinstimmt, und da ferner die Abhängigkeit seiner Entstehung von den durch die Verwundung geschaffenen abnormen Bedingungen unverkennbar ist, wird die Bezeichnung Wundkork oder Wundperiderm gerechtfertigt erscheinen.

Wundkork wird meist an allen Teilen der Wunde ausgebildet und schließt an ihren Rändern unmittel-

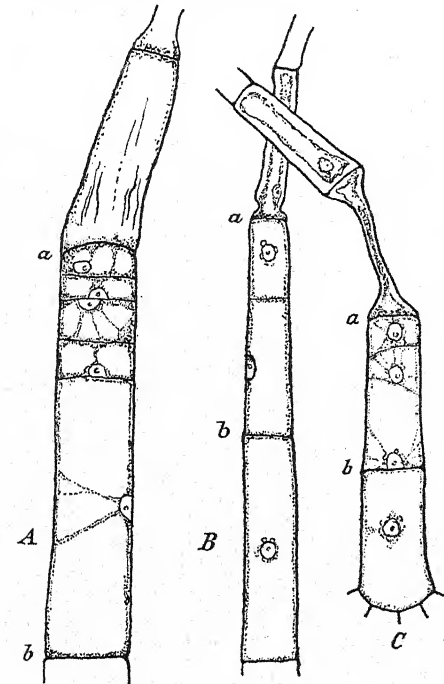


Fig. 95.

Wundreaktionen an verstümmelten Haaren von *Coleus Rehneltianus*; bei A a wiederholte Teilung der nämlichen Zelle.

Nach HABERLANDT.

bar an das normale Hautgewebe des verletzten Pflanzenorgans, Epidermis oder Kork, an (Fig. 96). Die Korkneubildung kommt somit einem Wundverschluß gleich. Auch dann, wenn es sich um ein von großen Interzellularräumen durchsetztes Gewebe handelt, vermag der nach Verwundung in ihm entstehende Wundkork eine kohärente Gewebeplatte zu bilden, indem seiner Bildung Wachstum der Zellen vorausgeht, durch welches die Interstitien geschlossen werden.

Mit der Wundkorkbildung kombiniert sich sehr oft noch ein anderer Prozeß, der hinsichtlich der chemischen Eigenschaften seines Produktes dem der Wundkorkbildung sehr ähnlich ist; als Metakutisierung bezeichnen wir mit A. MEYER die Verholzung von Zellwänden, die sich

1) HABERLANDT, Z. Physiol. d. Zellteilung, 6. Mitteil. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, math.-phys. Kl., 1921, VIII, 221, 227).

mit gleichzeitiger Auflagerung von Korklamellen kombiniert¹⁾; solche Metakutisierung oder ähnliche chemische Veränderungen der Zellwände sind eine im Pflanzenreich außerordentlich weit verbreitete Wundreaktion, zu der Gewebe der verschiedensten Art sich befähigt zeigen. Die Kombination dieser chemischen Veränderung mit der Wundkorkbildung pflegt in der Weise vor sich zu gehen, daß die der Wunde unmittelbar anliegenden Zellen ihre Wände metakutisieren, und in tiefer liegenden Schichten die Wundkorkbildung erfolgt²⁾.

Am häufigsten ist an der Kartoffelknolle der Vorgang der Wundkorkbildung untersucht worden. Wunden jeder Art werden in der kürzesten Zeit — geeignete äußere Bedingungen vorausgesetzt — von dem Knollen- gewebe verheilt, so daß sich dieses überall zugängliche Objekt zur Prüfung der Entwicklungsgeschichte des Wundkorkes besonders empfiehlt.

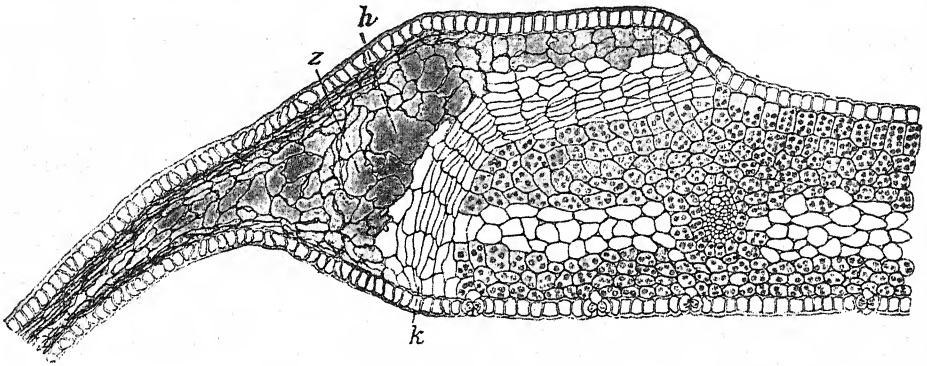


Fig. 96.

Wundkork. Querschnitt durch ein Blatt von *Clivia*; unter dem toten Gewebe wird eine allseits bis zur Epidermis reichende Korkplatte gebildet. *k* Wundkork, *h* und *z* totes Gewebe. Nach SORAUER.

Bei seiner Bildung spielen sich folgende Veränderungen in dem bloßgelegten Parenchym ab: bringt man der Länge nach durchschnittene Kartoffelknollen in einen mäßig feuchten Raum und überläßt sie bei ca. 20° C ihrem weiteren Schicksal, so tritt bereits nach 12 Stunden ein Verschuß der Wundfläche ein, indem die Membranen der unmittelbar unter der Wunde liegenden unversehrten Zellen und die der Wunde zugewandten Membranteile der nächstfolgenden Zellenlage verkorken (Fig. 97 A). Bei Insolation ist die neue Suberinschicht nicht zusammenhängend³⁾. Die

1) Vgl. namentlich MÜLLER, HEINR., Üb. d. Metakutisierung d. Wurzelspitze u. üb. d. verkorkten Scheiden in d. Achsen d. Monokot. (Bot. Ztg. 1906, Abt. I, 64, 53). D. Bedeut. d. Verholz. u. d. Verkorkungsprozesses f. d. Vorgänge d. Wundverschlusses („caractérisation ligno-subéreuse“) hat TISON (Rech. s. la chute des feuilles chez les Dicot. Mém. Soc. Linn. Normandie 1900, 20, 121; Remarques s. la cicatrisation des tissus sécréteurs d. l. blessures des pl. Bull. Soc. Linn. Normandie 1904, sér. V., 3, 176) hervorgehoben; DEVAUX (La lignification des parois cellulaires d. les tissus blessés. Actes Soc. Linn. Bordeaux, sér. VI, 1903, 3, XCVIII) findet verholzte Wände im Wundkork u. dgl. m.; Beobachtungen an Blättern bei WYNEKEN, Z. Kenntnis d. Wundheil. an Blättern. Diss., Göttingen 1908. Siehe. auch p. 137, Anm. 4.

2) Vgl. z. B. BRENNER, Unters. an einigen Fettpfl. (Flora 1900, 37, 398; Beobachtungen an verwundeten *Sempervivum*-Blättern).

3) PRIESTLEY & WOLFFENDEN, The healing of wounds in potato tubers and

Verkorkung schreitet mehr und mehr nach innen vor, indem die Wände der zweiten und nächstfolgenden Zellenlagen nun in allen ihren Teilen Korkreaktion geben. APPEL, dessen Schilderung wir hier folgen, arbeitete mit DABERSchen Kartoffeln¹⁾ und sah 48–60 Stunden nach der Verwundung in der dritten oder vierten Zellschicht unter der Wundfläche die das Periderm kennzeichnenden Querwände auftreten (Fig. 97 B); diese verkorken dann ebenso wie die Wände der Zelle, in der sie entstanden sind. Die Querteilungen erfolgen stets parallel zur Wundfläche. Nur ausnahmsweise finden sich tiefer im Innern noch Parenchymzellen mit

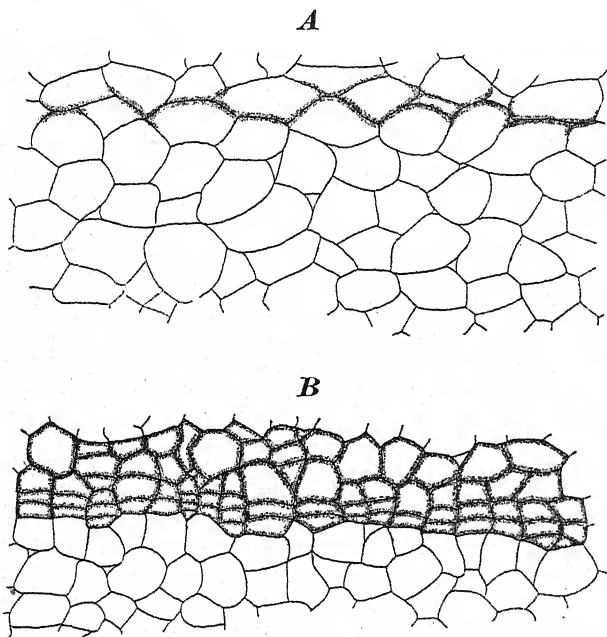


Fig. 97.

Entstehung des Wundkorkes im Parenchym der Kartoffelknolle. A Verkorkung der dem Wundrand benachbarten Membrananteile, ca. 12 Stunden nach der Verwundung; B Zellteilung (Peridermbildung), 48–60 Stunden nach der Verwundung. Nach APPEL.

wie in vielen anderen Fällen, auch hierbei das Grundgewebe: sowohl die zartwandigen, parenchymatischen Anteile als auch die Kollenchymfasern sind zur Wundkorkproduktion befähigt. Neben ihnen kommen das Kambium und die von ihm gelieferte Rinde in Betracht und schließlich auch die

Membranpartien, die Korkreaktion geben, wohl aber tun dieses die Membranen der Gefäße noch in ansehnlicher Entfernung von der Wundfläche.

Varianten kommen in das Schema der Entwicklung dadurch, daß mehr oder minder starkes Wachstum der an der Wundfläche liegenden Zellen der Bildung des Periderms vorausgeht, und die Zahl der Querteilungen und der aus ihnen hervorgehenden Zellschichten wechselt.

Zur Beteiligung an der Wundkorkbildung sind alle normalen Gewebeformen befähigt. Das bei weitem leistungsfähigste Gewebe ist,

their propagation by cut seds (Ann. appl. biol. 1923, **10**, 90; vgl. Bot. Zentralbl. 1924, **4**, 251).

1) APPEL, Z. Kenntn. d. Wundverschlusses bei d. Kartoffeln (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 118); zahlreiche Angaben über die Kutikularisierung als früheste Wundreaktion bei NAKANO, Untersuch. üb. Kallusbildung u. Wundheilung I, II (Ber. d. D. bot. Ges. 1924, **42**, 261, 267). Mitteilungen über die ersten Stadien der Wundkorkbildung bei *Ipomoea batatas* machen WEIMER, J. L. & HARTER, L. L., Wound-cork formation in the sweet potato (Journ. agric. research 1921, **21**, 637).

Epidermis: wenn die letztere bei der Wundkorkbildung in Aktion tritt, scheint im allgemeinen jede Zelle nur sehr weniger Teilungen fähig zu sein. An Wunden der Stengel und Blätter bilden unter Umständen die Derivate der Epidermis, des Grundgewebes und des Leitbündelgewebes zusammen eine einheitliche Wundkorkplatte, während der normale Stammkork, wie bekannt, aus Epidermis oder Grundgewebe in einer für Gattungen und Familien konstanten Weise hervorzugehen pfl egt.

Auch pathologische Gewebe sind zur Bildung von Wundkork befähigt: auf der Oberfläche des Kallus bildet sich, wenn die äußersten Zellenlagen abgestorben sind, gewöhnlich eine Wundkorkschicht. Von der Beteiligung der Thyllen an der Wundkorkbildung (TISON) war schon die Rede¹⁾.

Die Lebhaftigkeit, mit der sich die Zellen verschiedener Art an der Wundkorkbildung beteiligen, ist eine verschiedene. An einer Wundfläche geeigneter Objekte, z. B. an den Hypokotylen von *Phaseolus*, kann man sich davon überzeugen, daß die äußersten Rindenlagen teils gar nicht, teils mit nur wenigen Zellteilungen, welchen starkes Wachstum vorausgehen kann, sich beteiligen, so daß relativ großzelliger, oft unregelmäßig gebauter Wundkork entsteht; dort aber, wo die Wundfläche den Zentralzylinder erreicht oder ihm nahe kommt, finden zahlreiche Teilungen statt, und entstehen relativ kleine, flache Wundkorkzellen in regelmäßigem Verbands.

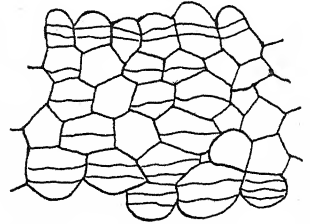


Fig. 98.

Progressive Korkbildung: in besonders kleinen Gewebestücken der Kartoffelknollen nehmen zahlreiche Zellenlagen an der Korkbildung teil. Nach OLUFSEN.

Ferner unterscheiden sich die verschiedenen Gewebeformen dadurch, daß der Abstand der Wundkorkschicht von der Wundfläche ein verschiedener sein kann. Nach FIGDOR²⁾ und OLUFSEN³⁾ ist dieser Abstand im Gefäßbündelring am geringsten, größer in der Rinde, am größten im Mark; OLUFSEN fand diese Unterschiede an unentwickelten Kartoffelknollen und parenchymreichen Blütenstielen sehr deutlich.

OLUFSEN beobachtete ferner, daß an sehr kleinen Teilungsstücken von Kartoffelknollen eine durch das Trauma bedingte „Überreizung“ in der Weise zum Ausdruck kommen kann, daß nicht nur eine Schicht von Zellen Wundkork produziert, sondern in progressiver Korkbildung alle Zellschichten des Gewebestückes Teilungen erfahren (vgl. Fig. 98).

Bleiben auf der Wundfläche Wachstum und Teilung der Zellen aus, so kann trotzdem das Gewebe eine Korkverheilung der Wunde erzielen, indem die lebenden Zellen innen auf ihren Membranen verkorkte Lamellen anlagern (Metakutisierung). In Holz und Rinde kann eine derartige Korkverheilung stattfinden⁴⁾ — im Holze nehmen an ihr naturgemäß nur die

1) Eine Wundkorkschicht, die durch das mit proliferierendem Gewebe erfüllte Lumen eines Harzanges (*Pinus silvestris*) verläuft, bildet HOUARD ab (Rech. anat. s. les galls de tiges. Bull. scient. France et Belgique 1903, **38**, 140, 193).

2) FIGDOR, Exper. u. histol. Stud. üb. d. Erschein. d. Verwachsung im Pflanzenreich (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1891, math.-naturw. Kl., **100**, Abt. I, 193).

3) OLUFSEN, Unters. üb. Wundperidermbildung an Kartoffelknollen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, **15**, 269, 283).

4) VOSS, Üb. Verkorkungserscheinungen an Querschnitten bei *Vitis*-Arten (Ber. d. D. bot. Ges. 1904, **22**, 560); HERSE, Beitr. z. Kenntnis d. histol. Erscheinungen b.

Holzparenchym- und Markstrahlzellen teil. HERSE fand die Metakutierungszone bei *Pirus malus* im Holz ca. 0,2 mm breit; ihr Abstand von der Wundfläche ist in den verschiedenen Gewebearten, die durch die Wunde bloßgelegt worden sind, ungleich groß.

Nahe verwandt mit der Metakutisierung sind die Erscheinungen der Kutikulaneubildung, die an der Oberfläche bloßgelegter Zellen und nur an denjenigen Membranteilen erfolgt, welche nach der Verwundung an die Außenwelt grenzen. Wir wollen bei Besprechung der Regenerationserscheinungen hierauf zurückkommen.

Der histologische Charakter des Wundkorkes wird durch die Reihenanzordnung seiner tafelförmigen Elemente gekennzeichnet. Die Wände des Wundkorkes sind stets dünn und oft gefältelt; auch bei *Cytisus*, dessen normaler Stammkork bekanntlich aus dickwandigen Zellen besteht, fand ich den Wundkork zartwandig. Differenzierungen irgendwelcher Art, Zonenbildung, Lentizellen u. dgl. sind beim Wundkork selten. Bei Kakteen zeigt der Wundkork auffällige Differenzierungen, indem er denselben Wechsel zwischen dünn- und dickwandigen Schichten aufweisen kann wie der normale Kork¹⁾ (*Echinocactus Lecontei*); andere Beispiele für geschichteten oder differenzierten Wundkork sind mir bisher nicht bekannt geworden. Die Untersuchung von Pflanzen, deren normaler Achsenkork irgendwelche Differenzierungen aufweist, macht vielleicht mit weiteren Beispielen bekannt. Meistens sind die Zellen des Wundkorkes größer als die des normalen Periderms.

Beachtenswert ist, daß auch diejenigen Pflanzen, welche unter normalen Verhältnissen keinen Stengelkork, sondern „Kutikularepithel“ entwickeln, zur Ausbildung von Wundkork befähigt sein können [Untersuchungen an *Viscum*]²⁾.

Bei *Ilex aquifolium* (Verwundung von Blättern) sah ich an der nämlichen Wunde Kutikularepithel (s. u. Fig. 119) und typischen Wundkork sich miteinander kombinieren.

Nach VOGES soll Wundkork auch Lentizellen [*Pirus*]³⁾ entwickeln können.

Wundkork kommt nicht nur an denjenigen Stellen zustande, an welchen irgendwelche mechanische Insulte die Integrität eines Organes zerstört haben, sondern auch dort, wo oberflächlich gelegene Teile eines Organs abgestorben (Fig. 96 u. 99) oder inmitten des lebenden Gewebes (Fig. 104) nekrotische Herde entstanden sind. Im zweiten Falle bilden sich rings um diese toten Massen Wundkorkschichten, die den toten Anteil des Gewebes von

d. Veredlung d. Obstbäume (Landwirtsch. Jahrb. 1908, **37**, Ergänzungsbd. **4**, 71); VOGES, Üb. Regenerationsvorgänge nach Hagelschlagwunden an Holzgewächsen (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1913, **36**, 533); MAGER, Versuche üb. d. Metakutisierung (Flora 1914, **106**, 42 vgl. auch Zeitschr. f. Bot. 1915, **7**, 436); RIPPEL, A., D. Einfl. d. Bodentrockenheit auf d. anat. Bau d. Pfl. usw. (Beih. z. botan. Zentralbl., Abt. I, 1919, **36**, 187). — Hier sei noch die Beobachtung SAUVAGEAUS erwähnt, daß bei Wasserpflanzen (*Potamogeton* u. a.) nach Füllung der Interzellularräume mit Wasser die den Luftgang auskleidenden Zellwände verkorken (Sur les feuilles de quelques monocotyl. aquatiques, Thèse, Paris 1891, 181).

1) NOMMENSEN, Beitr. z. Kenntnis d. Anat. d. Kakteen, insbes. ihres Hautgewebes. Diss., Kiel 1910.

2) Über den Begriff des Kutikularepithels vergleiche DAMM, Üb. d. Bau, d. Entwicklungsgeschichte u. d. mechan. Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei d. Dikot. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1901, **11**, 219).

3) VOGES, a. a. O. 1913.

dem lebenden allseits isolieren und in sich geschlossene Mäntel darstellen, deren Form im wesentlichen die der nekrotischen Gewebeinseln wiederholt. Die Korkbildung erfolgt in zentripetaler Richtung; NOMMENSEN (a. a. O.) sah Korkmäntel von mehr als 20 Zellenlagen entstehen.

Was für Agentien dem Leben der Zellen ein Ende gemacht haben, ist dabei für die Korkbildung von ganz untergeordneter Bedeutung oder ohne jede solche. TUBEUF¹⁾ erhielt um die in der Rinde verlaufenden Blitzspuren in Koniferen dieselben Korkhüllen wie SORAUER um Frostspuren in Laub- und Nadelbäumen²⁾. Dieselben Korkhüllen entstehen um die durch Parasiten abgetöteten wie um spontan abgestorbene Zellengruppen usw. Auch um die aus toten Zellen bestehende Fremdkörper, wie es abgestorbene Mistelhaustorien für den Wirtsorganismus sind³⁾, wird Wundkork gebildet.

Auch die Qualität und der histologische Charakter der abgestorbenen Zellen sind ohne Einfluß auf die Korkbildungsvorgänge. Sehr anschaulich zeigen die von MAHEU und COMBES gelieferten Figuren, wie bald um pathologisch veränderte Gefäße (*Cypripedium perfoliatum*), bald um abgestorbene Partien von Milchröhren (*Tragopogon pratensis*) oder um Sekretorgane (*Ginkgo biloba*) die gleichen Wundkorkhüllen sich bilden⁴⁾.

Selbst um Bastfasergruppen herum, die irgendwelchen Zersetzungsvorgängen anheimgefallen sind, sieht man zuweilen Wundkorkmäntel sich bilden, und sehr oft umschließen diese größere Gewebepartien, die aus Zellen der verschiedensten Art sich zusammensetzen (Fig. 104). Hiernach wird verständlich, daß unter Geweben, welche durch ihre Zartwandigkeit oder andere Qualitäten dem Vertrocknungstode besonders ausgesetzt sind, sehr oft Wundkorkbildung eintritt; das gilt für hinaufgelaufene normale Gewebe, wie die Lentizellhydathoden ARESCHOUGS⁵⁾ ebenso wie für kurzlebige pathologische Gebilde, z. B. die großzelligen Intumeszenzen von *Hibiscus* und anderen Gewächsen, die von dem Gewebe ihres Mutterbodens durch eine Korkschicht abgetrennt werden. Die sehr umfangreichen, viele Zellenlagen hohen Korkpolster, die nach SORAUER⁶⁾ unter der Einwirkung feuchter Luft an den Beerenstielen von *Vitis* sich bilden, sind vielleicht eine Folgeerscheinung irgendwelcher hyperhydrischer Gewebebildungen. Ähnliche Bewandnis hat es möglicherweise mit der von demselben Forscher beschriebenen Korksucht der Stachelbeeren, deren Blätter flügelartige Korkpolster entwickeln oder sich über und über mit Kork bedecken können.

Nicht immer wird es leicht sein, zwischen physiologischem Zelltod und pathologischem scharf zu scheiden und zu ergründen, ob die um tote Zellen sich bildenden Korklagen als pathologisches Gewebe anzu-

1) TUBEUF, Üb. d. anatomisch-pathologischen Befunde bei gipfeldürren Nadelhölzern (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft 1903, **1**, 309); TUBEUF & ZEHNDER, Üb. d. pathol. Wirkung künstlich erzeugter elektr. Funkenströme auf Leben u. Gesundheit d. Nadelhölzer (ibid. 1903, 448).

2) SORAUER, Blitzspuren u. Frostspuren (Ber. d. D. bot. Ges. 1907, **25**, 157).

3) TUBEUF, Monogr. d. Mistel, 1923, 602.

4) MAHEU & COMBES, S. quelques formations subéro-phellodermiques anormales (Bull. soc. bot. France 1907, **54**, 429).

5) ARESCHOUG, Unters. üb. d. Blattbau d. Mangrovepflanzen (Bibl. bot. 1902, **56**).

6) SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh., 3. Aufl., 1909, **1**, 432.

sprechen sind oder nicht. Fig. 99 zeigt, wie tote Schließzellen von *Begonia vitifolia* umkorkt werden ¹⁾.

Als besonders weitgehend macht sich die progressive Korkbildung bei den von BACHMANN studierten Korkwucherungen auffällig ²⁾. Bei diesen handelt es sich um lokale Korkbildungen, die histologisch und entwicklungsgeschichtlich mit dem Wundkork übereinstimmen, und an deren Zustandekommen außerordentlich zahlreiche Gewebeschichten sich beteiligen können. Auf den Blättern von *Aeschynanthus sanguineus* können ober- und unterseits Korkwucherungen entstehen; in dem Hypoderm erfolgen zahlreiche Teilungen, es kommt stellenweise zur Bildung erhabener Polster, die aus zahlreichen Lagen regelmäßig geschichteten Korkes bestehen; von hier greift die Korkbildung auf die sehr langen prismaförmigen Wasserspeicherzellen über, die senkrecht zu ihrer Längsachse eine oder einige Teilungen erfahren. In anderen Fällen beginnt die Korkbildung auf der Blattunterseite, das Schwammparenchym liefert reichliche Korkmassen, die kurzen Palisadenzellen erfahren nur wenig Teilungen, die

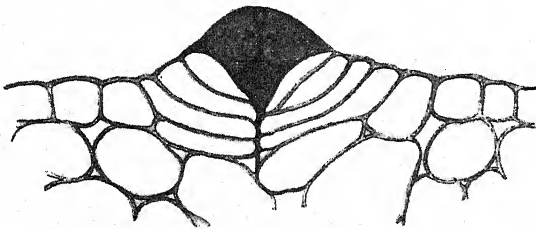


Fig. 99.

Korkbildung um nekrotische Gewebsanteile. Isolierung toter Schließzellen von *Begonia vitifolia* durch Korkbildung. Nach VOUK.

Gefäßbündel werden hier und da zu Zentren besonders energischer Korkbildung. Vom Assimilationsgewebe greift die Korkbildung auf die bereits vorhin erwähnten wasserspeichernden Zellen über. Gleichviel ob von oben oder unten die Korkbildung sich verbreitet, kann sie das Blatt in seiner ganzen Dicke durchsetzen und von Epidermis zu Epi-

dermis vordringen; das Korkgewebe stirbt bald ab und zerbröckelt, so daß die Blätter Perforationen bekommen. Analoge Korkbildungen zerstören auch das Rindengewebe der Achsen von *Aeschynanthus sanguineus*. BACHMANN hat derartige Korkbildungen ferner an *Zamia*, *Dammara*, *Ilex*, *Eucalyptus*, *Camellia*, *Peperomia* u. a. gefunden und sie in allen Einzelheiten erläutert.

Fast immer gehen die Korkbildungen von der subepidermalen Zellennlage aus, seltener von der Epidermis oder den tiefer liegenden Gewebeschichten; der Entstehungsmodus ist aber nicht konstant, und selbst auf dem nämlichen Blatte fand BACHMANN Korkbildungen, die von verschiedenen Schichten ihren Ausgang genommen hatten.

SORAUER untersuchte analoge Korkbildung bei *Opuntia*, *Phyllocactus* und anderen Kakteen; für *Phyllocactus* werden von ihm die Zellteilungen beschrieben, mit welchen in der unmittelbarsten Umgebung der Gefäßbündel die Bildung der Korkwucherungen eingeleitet wird. SORAUER bringt ihre Entstehung mit lokalen hyperhydrischen Veränderungen im Innern der Gewebe („inneren Intumeszenzen“, s. o. p. 61) in Verbindung — eine

1) VOUK, Üb. eigenartige Pneumathoden an d. Stamme v. *Begonia vitifolia* SCHOTT (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, **30**, 257).

2) BACHMANN, Üb. Korkwucherungen auf Blättern (Jahrb. f. wiss. Bot. 1879/81, **12**, 191).

Erklärung, die nicht unwahrscheinlich klingt und nähere Nachprüfung verdient¹⁾). Die von BUKVIČ beobachteten Beziehungen zwischen der Korkbildung der Kakteen und den thylloiden Verstopfungen der unter den Spaltöffnungen gelegenen Interzellularräume²⁾ sprechen ebenfalls für SORAUER'S Erklärung.

Die großen oder kleinen Korkflecke, welche die Oberfläche der Stein- und Kernobstfrüchte, namentlich der Äpfel, und auch fleischige Früchte anderer Art (*Citrus*, *Vitis*, *Cucurbita* usw.) verunzieren, haben Ähnlichkeit mit Wundkork und werden von SORAUER³⁾ auch ätiologisch mit diesem identifiziert. Daß die Korkflecke beim Heranwachsen der Früchte gesprengt werden, und die entstandenen Rißwunden durch Wundkork verheilen, ist sicher; ob aber auch die ersten Anfänge der Korkfleckbildung an kleine Wunden oder an lokale Nekrosen gebunden sind oder vielleicht ganz unabhängig von solchen entstehen, bedarf noch näherer Prüfung.

Die Fähigkeit zur Wundkorkbildung ist bei den verschiedensten Vertretern der Phanerogamen anzutreffen, desgleichen die Fähigkeit zur traumatischen Metakutisierung. Mit einer ansehnlich großen, histologisch gekennzeichneten Gruppe von Gewächsen, welche zur Wundkorkbildung nicht befähigt sind, hat MYLIUS bekannt gemacht: alle Pflanzen, die ein Polyderm besitzen, sind nicht imstande, Wundkork zu bilden⁴⁾.

Einige Pflanzen, deren Blätter er unfähig zur Wundkorkbildung fand, zählt WYNEKEN auf⁵⁾ (*Salix*, *Saxifraga peltata*, *Gunnera chilensis*, *Paeonia peregrina* sowie zahlreiche Monokotyledonen).

Bei den Farnen ist es eine weitverbreitete Erscheinung, daß die Wände der durch Trauma bloßgelegten Zellen von einem braunen Stoff imprägniert werden⁶⁾ (A. MEYERS „Vagin“).

Außerdem sind bei Farnen metakutisierte korkähnliche Produkte eines nach Verwundung entstehenden Meristems beobachtet worden; echter Wundkork fehlt ihnen⁷⁾.

Aus den Untersuchungen, die sich mit dem Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wundkorkbildung beschäftigen⁸⁾, geht hervor, daß bei schwacher Transpiration die Peridermbildung unvollkommen bleibt oder gänzlich unterdrückt werden kann: trockene Wunden verheilen besser durch Peridermbildung, während an feuchten die Bedingungen zur Kallus-

1) SORAUER, a. a. O. 1909, 427 ff.

2) BUKVIČ, D. thylloiden Verstopfungen d. Spaltöffn. u. ihre Beziehungen z. Korkbildung b. d. Kaktazeen (Österr. bot. Zeitschr. 1912, **52**, 401). Üb. d. wundkorkartigen Korkflächen an Blättern v. *Cotyledon*- und *Crassula*-Arten vgl. auch LINDINGER, Korkfäule an morphol. u. physiol. Blättern (Beih. z. bot. Zentralbl. 1907, Abt. I, **22**, 160).

3) SORAUER, a. a. O. 1909, 432.

4) MYLIUS, D. Polyderm. Eine vergleich. Unters. üb. d. physiolog. Scheiden, Polyderm, Periderm und Endodermis (Bibl. bot. 1913, **79**).

5) WYNEKEN, Z. Kenntnis d. Wundheil. an Blättern. Diss., Göttingen 1908.

6) Vgl. WALTER, Üb. d. braunwandigen sklerotischen Gewebeelemente d. Farne usw. (Bibl. bot. 1890, **18**); BASECKE, Beitr. z. Kenntnis d. physiol. Scheiden d. Achsen u. Wedel der Filizinen sowie üb. d. Ersatz d. Korkes b. dieser Pflanzengruppe (Bot. Ztg. 1908, Abt. I, **66**, 25, 56 ff.); HOLDEN, Some wound reactions in filicinean petioles (Ann. of bot. 1912, **26**, 777).

7) BASECKE, a. a. O. 1908.

8) KNY, Üb. d. Bildung d. Wundperiderms an Knollen in ihrer Abhängigkeit v. äußeren Einflüssen (Ber. d. D. bot. Ges. 1889, **7**, 152); FIGDOR, a. a. O. 1891; KÜSTER, 1. Aufl., 1903, 186 ff.

bildung besser sind; Kartoffelknollen können zwar, wie OLUFSEN gezeigt hat, selbst unter Wasser an ihren Wundflächen noch Kork bilden, doch kann, wie derselbe Autor bemerkt hat, selbst an diesem Objekt stark herabgesetzte Transpiration die Wundkorkbildung stellenweise unterdrücken und zu lokaler Kallusbildung führen (Fig. 100).

Sauerstoff ist jedenfalls bei der großen Mehrzahl der bisher geprüften Objekte für die Wundkorkbildung unentbehrlich. Sehr anschaulich weisen die Beobachtungen von KABUS¹⁾ auf die Bedeutung des Sauerstoffs für die Wundkorkbildung hin; pflanzt man frische Schnittflächen von Kartoffelknollen aufeinander, so bildet sich um die Luftblasen, die hier und da zwischen den beiden Stücken eingeschlossen bleiben, ein Wundkorkmantel. Vielleicht sind die Wundkorkbildung, die OLUFSEN für benetzte Wundflächen der Knollen angibt, und ähnliche Befunde auf die Wirkung besonders sauerstoffreichen Wassers zurückzuführen (KABUS).

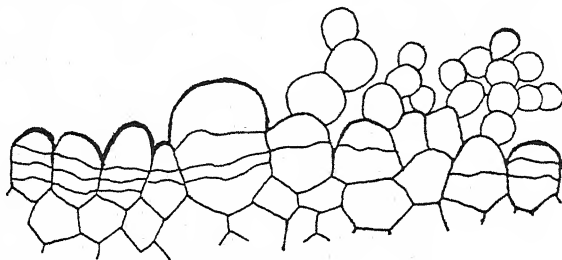


Fig. 100.

Unvollkommene Wundkorkbildung bei der Kartoffelknolle. Im dampfgesättigten Raum hat sich die Wundfläche nicht mit einer kohärenten Korkschicht überzogen, sondern stellenweise Kalluswucherungen entstehen lassen. Nach OLUFSEN.

Bei Wasserpflanzen (*Nymphaeaceae*) kann nach Verwundung typische Wundkorkbildung eintreten²⁾; ob dabei die im Interzellularraumsystem festgehaltenen Luftblasen eine Rolle spielen oder nicht, ist nicht bekannt. Wundkork an verletzten Wurzeln von Wasserkulturen (*Funkia Sieboldiana*) beobachtete MAGER³⁾.

MASSART und HERSE⁴⁾ treffen durchaus das Richtige, wenn sie betonen, daß zwischen Kallus und Wundkork keine spezifischen Unterschiede bestehen, beide Wundgewebeformen ineinander übergehen, und vor allem äußere Umstände darüber entscheiden, ob diese oder jene sich entwickelt: „Wenn die Zellvermehrung träge verläuft, die neuen Zellen bald in Dauerzellen übergehen und die äußersten, an tote Zellreste oder an die freie Luft angrenzenden verkorken, so reden wir von Wundkorkbildung. Geht dagegen die Zellvermehrung in schnellerem Tempo vor sich und erreicht einen größeren Umfang, so daß die verkorkenden Randzellen dieses Gewebes gegenüber der Menge der parenchymatischen oder

1) KABUS, Neue Untersuch. üb. Regenerationsvorgänge b. Pfl. (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1912, **11**, 1 ff.); vgl. auch JAHRMANN, Üb. Heilung v. Epidermiswunden (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1913, **37**, 564).

2) GÜRTLER, Üb. interzelluläre Haarbildungen usw. Dissertation, Berlin 1905.

3) MAGER, a. a. O. 1914.

4) MASSART, a. a. O. 1898, 58; HERSE, Beitr. z. Kenntnis d. histol. Erschein. bei d. Veredlung d. Obstbäume (Landwirtsch. Jahrb. 1908, **37**, Ergänzungsbd. **4**, 71); WYNEKEN, a. a. O. 1908; OLUFSEN, a. a. O. 1903, 290 ff.

noch meristematischen Zellen ganz zurücktreten, so sprechen wir von Kallusbildung.“

Völlig unbekannt ist, was für Umstände bei Nekrosen bestimmter Art die Wundkorkbildung ständig unterdrücken: weder an den Basen „hin-fälliger“ Trichome noch im Umkreis obliterierter Spaltöffnungen pflegt sich Wundkork zu bilden. Die Bedingungen, welche in diesen Fällen keine Wundkorkbildung zustande kommen lassen, hängen wohl mit dem geringen Umfang der Wunden zusammen. Auch aus anderen Beobachtungen ist bekannt, daß die Größe der Wunde und die Masse des durch Trauma zerstörten Gewebes auf die Qualität der Wundreaktionen großen Einfluß haben¹⁾ und auch über Entstehung oder Ausbleiben des Wundkorkes entscheiden. Andererseits sind Fälle genug bekannt, in welchen auch große Wunden „unverheilt“ bleiben, insofern als kein Wundkork sich um sie zu bilden vermag. Hier spielt das Alter der verwundeten Organe seine bedeutsame Rolle; SCHNEIDER-ORELLI²⁾ hat gezeigt, daß alte und jugendliche Früchte (*Pirus malus*) ganz verschieden reagieren, und im Gewebe der alten die Wundkorkbildung ausbleiben kann. Außerdem sind offenbar viele durch die Außenwelt herbeigeführten Umstände die Ursache, daß anscheinlich große Wunden keinen Kork entwickeln. Mir fiel auf, daß in Gallen der verschiedensten Art selbst nach starker Verstümmelung keine Wundkorkschichten gebildet werden³⁾. Wundkorkfrei fand ich ferner die Nekroseflecken an den Leuchtgaskulturen verschiedener Pflanzen (*Phaseolus*, *Tropaeolum* u. a.) sowie die von der Epidermis ins Grundgewebe fortschreitende Nekrose „ausgesauerter“ Bohnen [*Vicia*]⁴⁾ und viele anderen Fälle.

Noch auffälliger ist, daß selbst bei Nekroseherden gleicher Herkunft und gleicher histologischer Zusammensetzung bald Wundkorkbildung eintritt, bald solche ausbleibt; so fand VÖCHTING bei Pfropfungsversuchen mit *Beta vulgaris* nekrotisch gebräunte Gewebeeinschlüsse von Wundkork umschlossen, farblos gebliebene tote Zellen aber ohne solche Hülle.

Ebenso unklar ist, warum manche Wundkorkhüllen um nekrotische Herde nur unvollkommen, d. h. nur in den zuerst entstandenen Schichten Korkreaktion geben, in ihren später entstandenen Lagen aber suberinfreie Zellulosemembranen erkennen lassen.

Ja es können sogar sämtliche Schichten unverkorkt bleiben, so daß es nur im Vergleich mit typisch entwickelten Korkhüllen geschieht, wenn man bei jenen noch von Wundkork spricht. Beispiele für suberinfreie Wundkorkbildungen finden sich wiederum bei VÖCHTING beschrieben⁵⁾.

NOMMENSEN⁶⁾ schließlich fand, daß die Umschließung der toten Ge-

1) Vgl. auch NORDHAUSEN, Üb. Richt. u. Wachstum d. Seitenwurzeln (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **44**, 599).

2) SCHNEIDER-ORELLI, Versuche üb. Wundreiz u. Wundverschluß usw. (Zentralbl. f. Bakt. 1911, Abt. II, **30**, 420).

3) Betrachtungen hierüber auch bei ZWEIFELT, F., Z. Frage d. natürl. Schutzmittel d. Pfl. gegen Tierfraß (Verh. zool.-bot. Ges., Wien 1917, **67**, 39; vgl. Bot. Zentralbl. 1919, **141**, 33, 34); GERTZ vermißt den Wundkork im Kallusgewebe zahlreicher Blattminier (s. o. p. 82).

4) Vgl. FRANK, Krankh. d. Pfl., 2. Aufl., 1895, **1**, 258.

5) VÖCHTING, Üb. Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892, 113 ff.

6) NOMMENSEN, a. a. O. 1913, 49. Über Korkbildung an *Cereus* und *Opuntia* unter dem Einfluß von Mistelschleim vgl. HEINRICHER, Versuche die Mistel auf monok. u. sukkulenten Pfl. zu erziehen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl.,

webepartien im Xylem der Kakteenwurzeln unvollkommen erfolgen kann, derart, daß die nekrotischen Anteile von den lebenden nur einerseits durch Wundkork getrennt werden. Derartige Anomalien im Verlauf und der Form der Kambien sind auch bei anderen Gelegenheiten zu finden — ich erinnere an die intraxylären Folgemeristeme der Knollen von *Ipomoea purga* („*Tubera jalapae*“).

* * *

Eine der Wundkorkbildung nahe stehende Erscheinung hat SORAUER als Lithiasis beschrieben¹⁾. Es handelt sich bei dieser um eine bei manchen Birnensorten auftretende Krankheit, die besonderes anatomisches Interesse beansprucht; sie beginnt nach SORAUER mit der Bildung grubiger Vertiefungen in der Frucht (Fig. 101 *gr*); unter dem abgestorbenen Parenchym *t* bildet sich eine meristematische Zone *m*, die „zunächst aussieht, als ob sie zu einer den Krankheitsherd abschließenden Tafelkorklage werden wollte“; anstatt dessen produziert sie nach außen einige Lagen Rindenzellen, die bald zugrunde gehen, — nach innen regelmäßige Reihen von Steinzellen (*f*). Später, wenn das Meristem gestorben ist, kann der Steinzellenkomplex außen krümelig zerfallen.

Die von mir untersuchten Fälle von Steinzellenbildung nach Hagelschlagverwundung stimmen mit dem von SORAUER beschriebenen im wesentlichen überein, unterscheiden sich von ihm aber dadurch, daß die sklerotisierten Zellen nicht einen zusammenhängenden kugelhappenartigen Mantel bilden, sondern zahlreiche Nester, die durch Streifen dünnwandiger, ebenfalls reihenweise geordneter Parenchymzellen voneinander getrennt sind. Auf diese Weise kam unter dem Meristem eine ähnliche Gewebebildung zustande, wie sie an normalen Teilen die äußersten Lagen des Fruchtfleisches kennzeichnet; die sekundär entstandenen Steinzellnester unterschieden sich freilich von den primären durch ihre geringere Größe, ihre regelmäßige radiale Reihung und die regelmäßig rechteckige Querschnittsform. Ähnliche Befunde hat VOGES beschrieben²⁾.

5. Gummi- und Harzbildung.

Von allen chemischen Produkten, deren Entstehung zu den Reaktionen lebender Pflanzengewebe auf traumatische Reize gehört, ist das Gummi das wichtigste: die Verbreitung des nach Verwundung gebildeten Gummis ist außerordentlich groß, seine Beziehungen zu den uns interessierenden pathologischen Gewebestrukturen sind sehr mannigfaltig.

Die nach Verwundung entstehenden Gummimassen gehören durchaus verschiedenen Kategorien von chemischen Körpern an, die Beteiligung der Zellen und Zellenteile an der Bildung des Gummis ist ungleich.

Gummibildung geht entweder mit Zellen- und Gewebeerstörung Hand in Hand — oder hat mit solcher nichts zu tun und kann sogar konservierend auf Zellen und Gewebe, auf tote und lebende Anteile des Pflanzenkörpers wirken.

1912, 121, Abt. I, 541). Der von ihm beobachtete Kork entsprach durch seine Differenzierung und seine dickwandigen Zellelemente den Trennungshelloiden.

1) SORAUER, a. a. O., 3. Aufl., 1909, 1, 169 ff.

2) VOGES, Üb. Regenerationsvorgänge nach Hagelschlagwunden an Holzgewächsen (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1913, 36, 532).

Die Bedeutung des Gummi für die Wundheilung ist somit in den verschiedenen Fällen ganz ungleich.



Fig. 101.

Lithiasis der Birnen. Unten normales Gewebe (*e* Epidermis, *p* und *zp* weiches Parenchym, *st* Steinzellennester), *gr* grubige Höhlung der Frucht, *t* tote Zellschichten, *br* nekrotische Gruppen gebräunter Zellen, *m* abnormes Meristem, *f* die von ihm produzierten Steinzellen. Nach SORAUER.

Schutzholz.

Bei den Laubbölzern nehmen, wie namentlich FRANK gezeigt hat, alle durch Wunden bloßgelegten Teile des Holzkörpers dunkle Färbung an, die gegen die helle des normalen Holzes sich scharf absetzt (vgl. Fig. 102). Es zeigt sich bei mikroskopischer Untersuchung, daß an diesen Stellen die Membranen des Holzes mit einem bräunlichen Farbstoff imprägniert worden sind, und die Lumina der Gefäße und Tracheiden sich mit einer braunen Masse gefüllt haben. FRANK¹⁾ hat das in diesem Sinne chemisch und physikalisch veränderte Holz als Schutzholz bezeichnet; PRAËL hat den Nach-

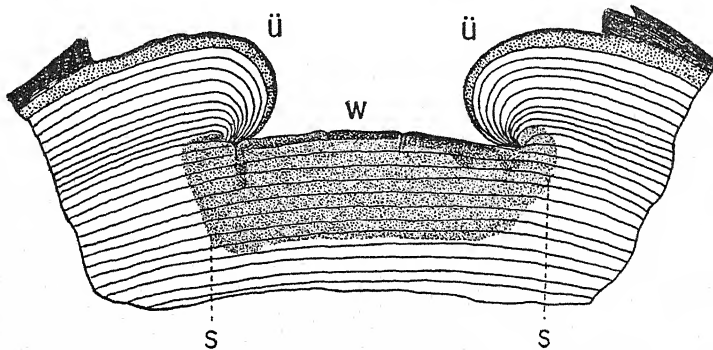


Fig. 102.

Schutzholzbildung an *Betula*. Unter der Flachwunde *w* hat sich bis zur Tiefe mehrerer Jahresringe „Schutzholz“ (s—s) gebildet. ü—ü die Überwallungswülste. Nach FRANK.

weis erbracht, daß es mit dem in alten Stämmen spontan entstehenden Kernholz in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt²⁾; auch das sogenannte „falsche Kernholz“ der Buchenstämme ist nichts anderes als das nach Verwundung und Pilzinfektion entstandene Schutzholz³⁾. Form und Größe des Schutzholzkörpers hängen zunächst von Form und Größe der Wunde ab; mit der Überwallung und dem Verschuß der Wunde kommt der Prozeß der Schutzholzbildung zum Stillstand. Je weiter die Prozesse der Infiltration und Zersetzung ins Innere des Holzzylinders vorschreiten, um so mehr nimmt der Querschnitt des Schutzholzkeiles die Form eines spitzen Sektors an. Die „Malteserkreuze“, die nach Abtrennung von vier Rindenstreifen und nach Bildung von ebensoviel Schutzholzkeilen im Holz-

1) GAUNERSDORFER, Beitr. z. Kenntnis d. Eigenschaften u. Entstehung d. Kernholzes (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 1882, Abt. I, **35**, 9); FRANK, Üb. d. Gummibildung im Holz u. deren physiol. Bedeut. (Ber. d. D. bot. Ges. 1884, **2**, 321); Die Krankh. d. Pfl., 2. Aufl., 1895, **1**, 31 ff.; TEMME, Üb. Schutz- u. Kernholz (Landwirtsch. Jahrb. 1885, **14**, 465); MÜNCH, E., Üb. krankhafte Kernbildung (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. 1910, **3**, 533; dort weitere Literaturnachweise). — Von der älteren Literatur seien erwähnt HARTIG, TH., Allgem. Forstzeitung 1857, und SANIO, Vergleich. Untersuch. üb. d. Elementarorgane d. Holzkörpers (Bot. Zeitg. 1863, **21**, 85); BÖHM, Üb. d. Funktion d. vegetabil. Gefäße (ibid. 1879, **37**, 225).

2) PRAËL, Vergleich. Untersuch. üb. Schutz- u. Kernholz d. Laubbäume (Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, **19**, 1).

3) Näheres bei BÜSGEN, Bau und Leben unserer Waldbäume. 2. Aufl., 1917, 168; ferner MÜNCH, E., Üb. krankhafte Kernbildung (naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft. 1910, **3**, 566, 933); auf die ökologische Bedeutung des Schutz- und Zersetzungsholzes ist hier nicht einzugehen.

zylinder zustande kommen, zeigen zuweilen charakteristische Linienzüge, die den fortschreitenden Infiltrationen entsprechen¹⁾ — vgl. Fig. 103.

Ähnliche Gefäßfüllungen wie das Xylem der Holzpflanzen zeigt nach Verwundung auch das der krautigen Gewächse (*Phaseolus multiflorus*, *Helianthus annuus*, *Cineraria cruenta* u. v. a.²⁾), bei welchen sich die Gummifüllung mit Wundkorkbildung kombinieren kann.

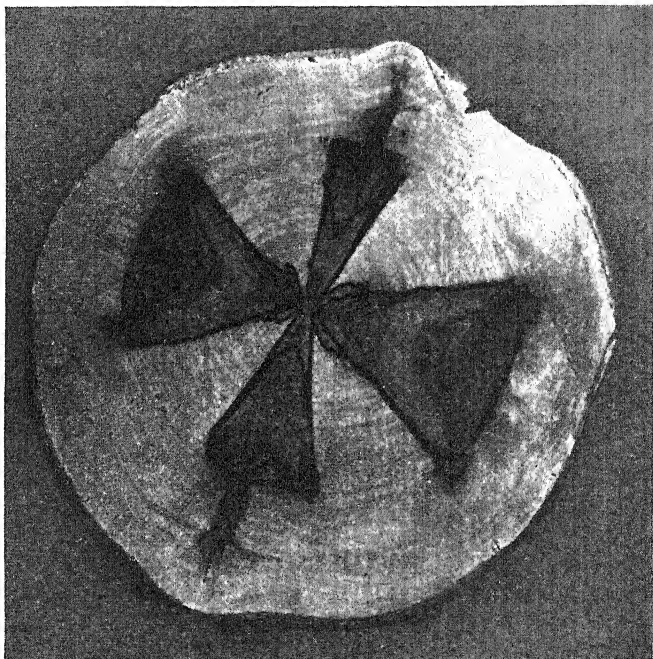


Fig. 103.

Schutzholzbildung und „Malteserkreuz.“ Querschnitt durch einen mit vier Längsstreifen verwundeten *Alnus*-Stamm. Die Wunden sind überwallt worden und die Überwallungen so gut verheilt, daß stellenweise in den äußeren Holzschichten nach 7 Jahren kaum noch Spuren der Verwundung erkennbar sind.

Als praktisch wichtigste Erkrankung eines krautartigen Gewächses unter den Symptomen der in Gefäßen sich anhäufenden Gummifüllung ist die Serehrkrankheit des Zuckerrohres zu nennen³⁾. Die wundgummiliefernden

1) COSTANTIN, J., Sur les croix de Malte présentées par les bois soumis à des traumatismes (C. R. Acad. Sc., Paris 1922, **174**, 1313). — Über „Malteserkreuze“ der Koniferen, die durch steigenden Luftgehalt der unter den Harznutzungsstellen liegenden Holzsektoren zustande kommen, und über andere von Wunden bewirkte Verfärbungen des Holzes hat v. TUBBEF Mitteilungen und Abbildungen gegeben (Harznutzung d. Fichte in Grafrath, Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 1918, **16**, 78). Über die schwarze Umrandung chemisch veränderter Holzmassen vgl. z. B. MÜNCH, E., Versuche üb. Baumkrankh. (ibid. 1910, **8**, 389, Fig. XVI).

2) MOLISCH, Z. Kenntnis d. Thyllen, nebst Beobacht. üb. Wundheilung in der Pfl. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1888, **97**, Abt. I, 264, 292).

3) Vgl. z. B. WIELER, D. gummösen Verstopfungen d. serehranken Zuckerrohres (Beitr. z. wiss. Bot. 1897, **2**, 67); WAKKER & WENT, De ziekten van het suikerriet op Java, die niet door dieren veroorzaakt worden 1898. — Von weiterer Literatur über

Anteile des Holzes sind die lebenden Markstrahl- und Holzparenchymzellen; Wundgummibildung kann daher nur dort erfolgen, wo lebende Zellen dieser Art vorhanden sind, und die äußersten Zellenlagen der bei der Verwundung bloßgelegten Holzkörper, deren noch lebende Anteile dem Vertrocknungstode anheimgefallen sind, bleiben daher von der Wundgummiproduktion ausgeschlossen. Die Bildung des Gummis erfolgt auf Kosten der in den parenchymatischen Zellen deponierten Stoffe; von den Parenchymzellen her werden die Lumina der Gefäße usw. mit dem Gummi erfüllt, das nach HERSE die Tüpfelschließhäute besonders leicht durchwandert¹⁾. WILLIS Annahme einer in Gefäßen, Holzfasern usw. wirksamen „bassorigenen“, d. h. wundgummiliefernden Schicht der Membranen ist durch nichts gestützt²⁾.

Was die Wirkung äußerer Bedingungen auf die Schutzholzbildung betrifft, so ist sicher, daß an geschützten Wunden, d. h. an solchen, welche mit Teer oder Baumwachs luftdicht überzogen worden sind, die Wundgummibildung erst spät oder gar nicht eintritt³⁾.

Physikalisch und chemisch wird das Wundgummi durch folgende Reaktionen gekennzeichnet. Vor allem wichtig ist, daß es in Wasser weder löslich ist noch zu quellen vermag; es mag zweifelhaft erscheinen, ob man hiernach das „Wundgummi“ noch zu den Gummiarten zählen darf oder nicht. Es ist ferner unlöslich in Alkohol, Äther, Schwefelkohlenstoff, Kalilauge, Schwefelsäure, kalter Salpetersäure und kaltem Königswasser; löslich ist es in warmer Salpetersäure und in Salzsäure + chloresäurem Kali. Mit Phlorogluzin und Salzsäure färbt es sich meist rot; auch anderen Reagentien gegenüber verhält es sich gewöhnlich wie verholzte Membranen; das Gummi enthält also Hadromal⁴⁾; allerdings treten nach HERSES Beobachtungen alle den Holzreaktionen gleichen Wirkungen nur bei dem in Gefäßen und Tracheiden liegenden Wundgummi ein, während das in den Holzparenchymzellen befindliche keine Holzreaktion gibt. HERSE macht auch mit anderen mikrochemischen Unterschieden im Verhalten der in verschiedenen Holzelementen gefundenen Gummimassen bekannt und findet in Übereinstimmung mit TEMME, daß auch das in Gefäßen liegende Gummi mikrochemisch sich nicht immer gleich verhält. Nach MOLISCH gibt das Gefäßgummi von *Vitis vinifera* überhaupt keine Holzreaktion⁵⁾.

Aus der positiven Phlorogluzinreaktion des Wundgummis und ihrem

Gummifüllung der Gefäßlumina WEBER, C. A., Üb. d. Einfl. höherer Temperaturen auf d. Fähigkeit d. Holzes, den Transpirationsstrom zu leiten (Ber. d. D. bot. Ges. 1885, **3**, 345); WIELEK, D. Funktion d. Pneumathoden u. d. Aërenchym (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 503, 512, Wurzeln von *Phoenix*); PETRI, Osserv. sopra le alterazioni del legno della vite in seguito a ferite (Staz. sper. agr. ital. 1912, **45**, 501; dort zahlreiche weitere Literaturangaben).

1) HERSE, Beitr. z. Kenntnis d. physiol. Erschein. bei d. Veredlung d. Obstbäume (Landwirtsch. Jahrb, 1908, **37**, Ergänzungsb. **4**, 70, 76 ff).

2) WILL, Beitr. z. Kenntnis d. Kern- u. Wundholzes. Diss., Bern 1898; TSCHIRCH & WILL, Üb. d. Sekretbildung im Wund- u. Kernholz (Arch. d. Pharm. 1899, **237**, 369). — Über die von PENHALLOW bei den Kordaitazeen gefundenen „Harztracheiden“ und Harzbrücken vgl. CONRAD, E., Beiträge z. Morph. u. Anat. v. *Agathis* (*Dammara Brownii*). Diss., Kiel 1910.

3) Vgl. PRAËL, a. a. O. 1888.

4) Vgl. CZAPEK, Biochemie d. Pfl., 2. Aufl., 1913, **1**, 678.

5) MOLISCH, a. a. O. 1888, 290.

Ausbleiben an Membranen des Wundholzes auf Auswanderung und Transport der Holzstoffe zu schließen, wird nicht angehen¹⁾.

Gummihaltige Zellhäute.

Wenn auch im Holz die Wundgummibildung am auffälligsten sich abspielt, so ist doch die Produktion des Gummi keineswegs an das Holz gebunden; vielmehr spielen sich ganz ähnliche Stoffwechselvorgänge wie im Holz auch in der Rinde²⁾ ab. Zellen und Zellengruppen füllen sich mit Gummi, oder die Membranen geben Reaktionen, wie das Wundgummi sie zu geben pflegt. So werden an Wundflächen oder in Kallusmassen häufig Zellen gefunden, deren Membranen Phlorogluzin und Salzsäure gegenüber sich wie verholzte verhalten: offenbar handelt es sich bei ihnen um eine Imprägnation mit Wundgummi oder eine Auflagerung von solchem³⁾.

Holzreaktion an den Membranen der durch Verwundung bloßgelegten Zellen beobachtete zuerst MOLISCH⁴⁾, der zugleich feststellte, daß auch Gewebe wie Kollenchym, Membranen der Siebröhren⁵⁾ u. a., die normalerweise keine Neigung zur Verholzung haben, nach Verwundung Ligninreaktion geben. Auf die weite Verbreitung der Erscheinung haben ferner DEVAUX, ZACH u. a. hingewiesen⁶⁾.

In Blättern von *Pandanus* (*P. stenophyllus*) verfallen hie und da große Anteile des Parenchyms, zumal die farblosen Anteile, und diejenigen Zellen, die zu thyllenartigen Schläuchen im Mesophyll und seinen Lücken herangewachsen sind, einer deutlichen Verholzung, die namentlich an den Stellen, an welchen mehrere Zellen zusammenstoßen, Anhäufungen einer Substanz, die sich mit Phlorogluzin und Salzsäure rot färbt, zustande kommen läßt. Auch ansehnliche Gruppen des assimilierenden Parenchyms können verholzen⁷⁾.

Auch die nach Besiedelung durch *Lachnus juglandis* eintretende „Verholzung“ der über den Leitbündeln der *Juglans*-Blätter liegenden Gewebe glaube ich in diesen Zusammenhang stellen zu sollen⁸⁾.

1) MORQUER & DUFRENOY, Contrib. à l'étude de la gélification de la membrane lignifiée chez le chataignier (C. R. Acad. Sc. Paris 1921, **173**, 1012).

2) Vgl. MÜNCH, a. a. O. 1910, 546.

3) KÜSTER, 1. Aufl., 1903, 165.

4) MOLISCH, Z. Kenntnis d. Thyllen nebst Beob. üb. Wundheilung in d. Pfl. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1888, Abt. I, **97**, 264, 292).

5) Näheres bei Besprechung der „Phloëmnekrose“ (s. u. „Histogenese“).

6) DEVAUX, La lignification des parois cellulaires des tissus blessés (Actes soc. Linn. Bordeaux, sér. 6, 1903, **8**, LXXXXVIII); ZACH, Üb. Vernarb. bei Pfl. (33. Jahresber. k. k. Kaiser-Franz-Joseph-Staats-Ober-Gymn., Saaz 1906).

7) Mit dieser Erscheinung hängt vielleicht auch die Verholzung zahlreicher Schließzellen zusammen, auf die JOH. KOFLER (D. Dimorphismus d. Spaltöffn. bei *Pandanus*, Österr. Botan. Zeitschr. 1918, **67**, 186) hingewiesen hat, und die oftmals unmittelbar an die Komplexe verholzten Mesophylls anschließen. Schließzellen, deren Membranen verholzen, und die gleichzeitig ihre Funktionsfähigkeit verlieren, hat M. HELBRONN an *Camellia japonica* gefunden (Die Spaltöffn. v. *C. jap. L. (Thea japonica* NOIS.), Bau u. Funktion, Ber. d. D. Bot. Ges. 1916, **34**, 22). Auch bei dieser haben die Zellen des Mesophylls nach Trauma starke Neigung, in den Zwickeln oder in den Membranen selbst eine Ligninreaktion gebende Substanz zu entwickeln, so daß oftmals in der Nähe von Stichwunden die Leitbündel mit den verholzten Schließzellen durch einen Komplex verholzter Parenchymzellen verbunden werden.

8) KÜSTER, 1. Aufl., 1903, 64. — Ähnliche Veränderungen werden vermutlich auch durch andere parasitisch lebende, nicht gallenerzeugende Insekten hervorgerufen. KOCHS (Beitr. z. Einwirk. d. Schildläuse auf d. Pflanzengewebe. Jahrb. Hamb. wissenschaft.

Zwingende Beweise dafür, daß in allen diesen Fällen keine „echte“ Verholzung, sondern eine durch Wundgummiimprägnation vorgetäuscht vorliege, lassen sich zwar nicht erbringen; doch sprechen mancherlei Umstände für die Annahme der letzteren¹⁾. Zuweilen weicht der histologische Befund sehr auffällig von dem ab, was echt verholzte Gewebe erkennen lassen, z. B. die verstreuten, mit Phlorogluzin-Salzsäure sich rötenden kollenchymähnlichen Zwickel in dem derben Kallusgewebe von *Brassica*-Wurzeln. Offenbar sind solche Veränderungen mit den von MOLISCH beschriebenen identisch oder ihnen sehr ähnlich; in verletzten Stengeln von *Saccharum officinarum* sah MOLISCH die Interzellularräume des Parenchyms sich mit Gummi füllen, so daß Kollenchym vorgetäuscht wurde. Schon MOLISCH stellt die Gummiimprägnierung der Membranen und die Gummifüllung der Interzellularräume auf eine Stufe mit der Gummibildung im Schutzholz²⁾.

Bei dem ungleichen mikrochemischen Verhalten, welches die das Lumen der Gefäße usw. erfüllenden Gummimassen gegenüber Phlorogluzin und Salzsäure zeigen (s. o.), wird zu erwarten sein, daß auch das in den Membranen oder auf ihnen deponierte Gummi mikrochemisch sich ungleich verhalten wird. Es wird daher gestattet sein, hier auch auf Veränderungen der Membranen hinzuweisen, die keine Ligninreaktion geben, trotzdem aber vielleicht mit den bisher besprochenen auf gleiche Stufe zu stellen sind. Bei *Lamium orvala* (Achsen) beobachtete ich, daß die durch einen Spalt zwischen Kollenchym und dünnwandigem Parenchym voneinander getrennten Zellen an der dem Lumen des Spaltes zugewandten Seite sich mit einer gelblichen Masse inkrustiert hatten, die weder Holz- noch Korkreaktionen gab. Diese chemischen Veränderungen waren die einzigen, deutlich sichtbaren, welche dieselben erfahren hatten; Wachstum war nicht eingetreten. Ähnliche gummiartige Auflagerungen, welche dasselbe mikrochemische Verhalten zeigten, sind auch an anderen Objekten von mir beobachtet worden.

Gummifluß.

Bei der als Gummifluß oder Gummosis bezeichneten Erscheinung entsteht das Gummi auf Kosten der Membranen, die der Lösung anheimfallen. Schon dieser ontogenetische Unterschied macht es klar, daß Gummifluß und die bisher beschriebenen Vorgänge der Gummibildung wenig miteinander zu tun haben.

Oft und eingehend untersucht worden³⁾ ist der Gummifluß der Amygdaleen, besonders der Kirschen und Pfirsiche.

Anstalten 1900, 17, 3. Beiheft) beobachtete Verholzung an den von *Asterodiaspis quercicola* (*Coccus quercus*) infizierten Zweigen, auch wenn Zellenwachstum nicht erfolgte; vgl. auch Fig. 162.

1) Vgl. ZACH, a. a. O. 1906, und HERSE, a. a. O. 1908, 89.

2) MOLISCH, a. a. O. 1888, 291 ff.

3) WIGAND, Üb. d. Desorganis. d. Pflanzenzelle usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, 3, 115); FRANK, Üb. d. anat. Bedeut. u. d. Entstehung d. vegetab. Schleime (Jahrb. f. wiss. Bot. 1866/67, 5, 61, 161). D. Krankh. d. Pfl., 2. Aufl., 1895, 1, 51 ff.; BEYERINCK & RANT, Wundreiz, Parasitismus u. Gummifluß bei d. Amygdaleen (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1905, 15, 366). S. l'excitation par traumatisme et parasitisme et l'écoulement gommeux chez les amygdalées (Arch. néerland. sc. ex. et nat., sér. II, 1905, 11, 184); RANT, De gummosis der Amygdalaceae. Diss., Amsterdam 1906; BEYERINCK, Gummosis in de amandel- en perzikamandelvrucht als normaal ontwikkelingsverschijnsel (Kon. Akad. Wet. Amsterdam. Natuurkde. 1914, 23, 531; vgl. Bot.

Zellen- und Gewebeverflüssigung kann in den verschiedensten Geweben einsetzen — im Holz und in der Rinde, im Phellogen des Stammes, in Blättern, in Früchten und Samen. Überall ist der Vorgang der, daß Gefäße, Holz- oder Bastfasern oder andere Zellenarten verflüssigt und von

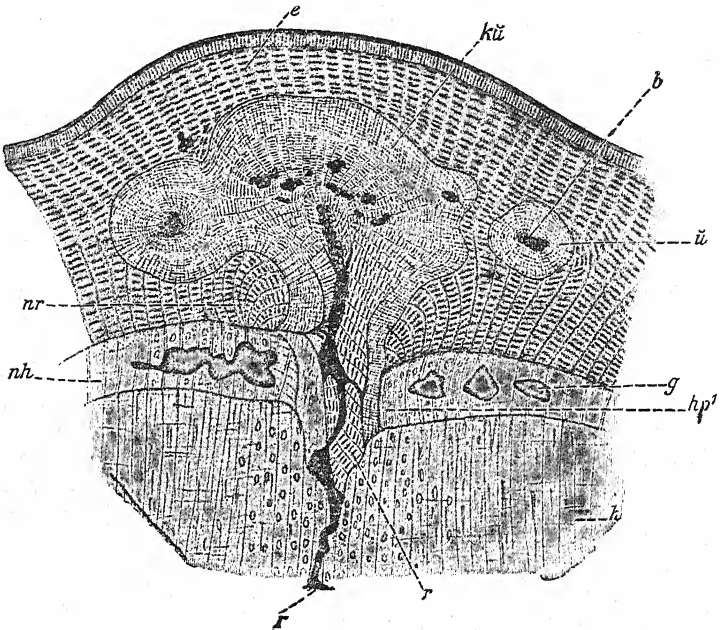


Fig. 104.

Entstehung von Gummiherden. Teil des Querschnitts durch einen Kirschzweig. *r* Rißwunde, *e* alte Rinde, *h* altes Holz, *nr* frischer Rindenzuwachs, *nh* frischer Holzzuwachs mit *g* Gummilakunen, *b* Bastfaserbündel, *ü* und *kü* Wundkorkmassen, die sich um tote Zellengruppen gebildet haben. Nach SORAUER.

umfangreichen Gummilakunen zerklüftet werden. Die jüngsten Schichten des Holzes sind diesem Prozeß vorzugsweise ausgesetzt (Fig. 104). Die den Hohlraum auskleidenden lebenden Zellen können in ihm vorwachsen,

Zentralbl. 1915, **128**, 692); MIKOSCH, Unters. üb. d. Entsteh. d. Kirschgummis (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 1906, **115**, Abt. I, 911); RUHLAND, Üb. Arabinbildung durch Bakt. u. deren Bezieh. zum Gummi d. Amygdaleen (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 393). Z. Physiol. d. Gummibildung bei d. Amygdaleen (ibid. 1907, **25**, 302); SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh., 3. Aufl., 1909, **1**, 693 ff.; Untersuch. üb. Gummifluß und Frostwirkungen bei Kirschbäumen (Landwirtsch. Jahrb. 1910, **39**, 259); Unters. üb. Gummifluß usw. II, Die Disposition zu Gummosis- u. Frostbeschädigungen (ibid. 1911, **41**, 131), dass. III. Prüfung d. Wundtheorie (ibid. 1914, **46**, 253), Neue Theorie d. Gummiflusses (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1915, **25**, 71); SORAUER-GRÄBNER, Handb. d. Pflanzenkrankh., 5. Aufl., 1924, **1**, 945 ff.; GRÜSS & SORAUER, Studien üb. d. Gummosis (Notizbl. bot. Garten Berlin 1910, **5**, 188); LINSBAUER, Üb. d. Gummifluß bei Steinobstbäumen (Verh. österr. Obstbau- u. Pomol.-Ges. 1911); BUTLER 1911, s. u. p. 152 Anm. 3. Vgl. ferner die Literaturangaben bei TSCHIRCH, Handb. d. Pharmakognosie 1911, **2**, 416; SMITH, G., The bacterial origin of the gums of arabin group (Proc. Linn. soc. New South Wales 1902—1904); GRÜSS, Üb. Lösung u. Bildung d. aus Hemizellulosen besteh. Zellwände u. ihre Bezieh. z. Gummosis (Bibl. bot. 1896, **39**); Üb. d. Verhalten v. Zytase u. Zytokoagulase bei d. Gummibildung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, **47**, 393).

kallusartige Zellenfäden liefern und schließlich ebenfalls der Verflüssigung anheimfallen. Brechen die Gummilakunen auf, so lassen sie ihren Inhalt als gelbe oder braune Tröpfchen austreten oder als dicke, schwere Massen abfließen.

Hinsichtlich ihrer Lösungsverhältnisse stimmen die Produkte der Gummosen mit dem echten Gummi überein. Kirschgummi quillt in Wasser stark auf und ist in ihm unvollkommen löslich; vollkommen löst es sich bei 40—50° in schwach mit H_2SO_4 angesäuertem Wasser sowie in Natronlauge¹⁾.

Daß wir die Erscheinungen des Gummiflusses bei der Behandlung der Wundgewebe zur Sprache bringen, rechtfertigt sich durch die Beziehungen zwischen Wundreiz und Gummosis. Daß Verwundung Gummifluß herbeiführt, kann nicht bezweifelt werden; Astwunden und Verletzungen anderer Art sind die für Gummifluß bevorzugten Stellen. Überdies scheint das nach Verwundung gebildete parenchymreiche Holz leichter der Gummosis anheimzufallen als normal entwickeltes hartes Holz (Fig. 71). BEYERINCK macht darauf aufmerksam²⁾, daß auch ohne äußere Eingriffe nach Bildung „physiologischer“ Wunden — Zerreißen im Gewebeverband — Gummibildung eintritt. Ob die Entstehung des Gummiflusses durchaus an Verwundung und an die nach Trauma gebildeten, wenig resistenten Gewebe gebunden ist, bedarf der näheren Prüfung.

Auch über die pathologischen Stoffwechselvorgänge, welche zum Gummifluß führen, sind die Akten wohl noch nicht geschlossen. BEYERINCK und RANT glauben die eigentlich wirksamen Faktoren in den aus toten Zellgruppen stammenden zellwandlösenden Fermenten finden zu sollen, RUHLAND, der dieser Vermutung entgegentritt, legt Wert auf den von ihm erbrachten Nachweis mehrkerniger Zellen in den Gummilakunen und glaubt, daß das zur Querwandbildung bestimmte, aber nicht zu dieser verwendete Kohlenhydratmaterial durch Oxydation zu Gummi wird — mehrkernige Zellen sind freilich auch bei pathologischen Geweben anderer Art eine weit verbreitete Erscheinung, und ihr Auftreten hat im allgemeinen wohl keinen abnormen Kohlehydratüberschuß zur Folge —; die Bedeutung des Wundreizes findet RUHLAND darin, daß durch die Wunde der für diesen Prozeß notwendige Sauerstoff ins Innere der Gewebe gelangt.

Gummiflußerscheinungen, die in den wesentlichen Zügen ihrer Entwicklungsgeschichte mit der Amygdaleengummosis übereinstimmen, sind noch für die Vertreter zahlreicher anderer Pflanzenfamilien bekannt.

Über den Gummifluß der Rutazeen hat BUTLER Untersuchungen angestellt, welche die Übereinstimmung im Verhalten von *Prunus* und *Citrus* ergaben³⁾; die Beziehungen zwischen Wundreiz und Gummifluß sind deutlich.

Unter den Leguminosen beanspruchen diejenigen *Acacia*-Arten

1) Literatur über die Chemie des *Prunus*-Gummi z. B. bei WEHMER, Pflanzenstoffe 1911, 299 ff.

2) BEYERINCK, a. a. O. 1914.

3) BUTLER, A study on gummosis of *Prunus* and *Citrus*, with observations on squamosis and exanthema of the *Citrus* (Ann. of bot. 1911, **25**, 107); SAVASTANO beschreibt Gummosis ohne Gummierguß nach außen (vgl. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1922, **32**, 314); FAWCETT, H. S., Gummosis on *Citrus* (Journ. agr. research. 1923, **24**, 192; Erreger der Gummosis *Pythiocyctis citrophthora* u. a., ohne Infektion keine Gummosis). Ältere Literatur bei SORAUER, a. a. O., 3. Aufl., 1909, 701 ff.

besonderes Interesse, welche bei der Gummosis ihrer Rinde das Gummi *arabicum* des Handels liefern (*Acacia Vereke* u. a.). Welcher Art die Wunden sind, welche das Gummi entstehen und ausfließen lassen, scheint noch unklar zu sein. MARTIN spricht von der Wirkung phanerogamer Parasiten (*Loranthus senegalensis*), BUSSE von Ameisen¹⁾.

Das Tragant kommt durch Verschleimung der Membranen im Mark- und Markstrahlgewebe zahlreicher *Astragalus*-Arten (*A. gummifer*, *A. microcephalus* usw.) zustande. Doch können auch in Holz und Rinde Verflüssigungsherde entstehen²⁾.

Über die Gummosis (gommose bacillaire) des Rebstockes (Vitazeen) berichtet RATHAY³⁾.

Vielleicht sind auch die Loranthazeen zu traumatischer Gummibildung befähigt (Beobachtungen an verwundeten Sprossen von *Viscum*⁴⁾).

Schleimbildung bei den Kaktazeen hat REICHE⁵⁾ beschrieben (*Opuntia tomentosa* u. a.).

Von Bromeliazeen stammt das Chagualgummi; seine Entstehung hat unlängst BORESCH an *Guzmania Zahnii*, *Pitcairnia Roezlii* u. a. untersucht⁶⁾; die Gummilakunen können durch thyllenartig wachsende Nachbarzellen sich wieder füllen. Die schleimerfüllten Raphidenzellen können zum Ausgangspunkt der Verflüssigung werden.

Eine den Gummiflußkrankheiten nahestehende Erscheinung ist allem Anschein nach die von SORAUER beobachtete „Schleimkrankheit“ der *Cyathea medullaris*. Das Grundgewebe der Wedelbasen liefert einen rahmgelben Schleim, der mit Salzsäure sich rot färbt und durch Verflüssigung umfangreicher Zellenmassen zustande kommt⁷⁾. Über die Ätiologie ist nichts bekannt.

Verflüssigungen im Perikarp von *Theobroma cacao* beschreibt WENT⁸⁾.

Ob die Produktion des „Wisaholzes“ (*Botula*) irgendwie mit Erscheinungen der Gummosis zusammenhängt, wie HINTIKKA meint, bedarf der Bestätigung⁹⁾.

1) Vgl. WIESNER, Rohstoffe des Pflanzenreichs, 3. Aufl., 1914, **1**, 102 ff.

2) Vgl. TSCHIRCH, a. a. O. 1911, 395 ff.; dort auch Mitteilungen über die Gummosis von *Bombax* u. a.: ferner LUTZ, S. le mode de formation de la gomme adragante (C. R. Acad. Sc. Paris 1910, **150**, 1184).

3) RATHAY, E., Üb. d. Auftreten v. Gummi in d. Rebe u. über die „gommose bacillaire“ (Jahresber. önolog. u. pomol. Lehranst. Klosterneuburg, Wien 1896), dort weitere Literaturangaben.

4) ILTIS, Üb. d. Vorkommen u. d. Entstehung d. Kautschuks b. d. Kautschukmisteln (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, 1911, **120**, 217); TUBEUF, Monographie d. Mistel, 1923, 659.

5) REICHE, Die Ausscheidung v. Gummischleim durch flachsprossige Opuntien in Mexiko (Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem 1923, **8**, 601); vgl. LLOYD, FR. E., Origin and nature of the mucilage in the cacti a. in cert. other plants (Americ. journ. of bot. 1919, **6**, 156).

6) BORESCH, Üb. Gummifluß bei Bromeliazeen nebst Beitr. z. ihrer Anat. (Sitzungsb. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1908, **117**, Abt. I, 1033); WIESNER, a. a. O. 1900, 121.

7) SORAUER, Üb. d. Schleimkrankh. v. *Cyathea medullaris* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1912, **30**, 42).

8) WENT, Krulloten en versteende vruchten van de Cacao in Suriname (Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 1904, sectie II, **10**, Nr. 3).

9) HINTIKKA, T. J., Die „Wisa“-Krankheit der Birken in Finnland (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1922, **32**, 194).

Über einige andere Verflüssigungskrankheiten (Gummosis der Feigen, des Ölbaums, Mannafluß¹⁾ u. a.) gibt SORAUERS Handbuch Aufschluß²⁾.

Harzfluß und Balsamfluß.

Ätiologisch wie histogenetisch stimmt der Gummifluß mit dem Harzfluß (Resinose) durchaus überein. Harzfluß als pathologisches Phänomen ist nicht der Ausfluß des in den normalen, durch Verwundung geöffneten Gängen enthaltenen Harzmateriales, sondern eine erst längere Zeit — bei den Koniferen im Hochsommer 3—4 Wochen — nach der Verwundung einsetzende, sehr reichliche und lange währende Abgabe von Harz, das aus abnormen, unter dem Einfluß des Wundreizes neugebildeten Harzgängen stammt.

In den nach der Verwundung entstehenden Holzzonen sind, wie wir bereits hörten, Harzgänge reichlich anzutreffen, ja selbst Koniferenarten, welche normalerweise in ihrem Holz keine Harzgänge entwickeln, können durch Trauma zur Bildung der letzteren angeregt werden. Die abnormen Harzgänge entstehen, wie TSCHIRCH³⁾ gezeigt hat, schizogen, erweitern sich dann aber durch Lösung der benachbarten Zellen. In Fig. 105 sind die Harzlücken und Harzmassen schwarz eingetragen; die Abbildung läßt deutlich erkennen, daß mit der Entfernung von der Wunde die abnorme Harzgangbildung abnimmt. Schon MÄULE, der die abnormen Harzgänge im Wundholz der *Abies cephalonica* untersuchte, deren Normalholz frei von Harzgängen ist, fiel es auf, daß die abnormen Gänge nicht von Epithelzellen ausgekleidet waren, und daß ihr Verlauf häufig durch mehrere Zellen breite Brücken aus parenchymatischen Elementen unterbrochen wurde, „so daß man keinen eigentlichen Harzgang, sondern eine kontinuierliche Reihe von Harzbehältern vor sich hatte, deren Länge die Breite drei- bis viermal übertraf“⁴⁾. In den von TSCHIRCH studierten Fällen bilden die abnormen Harzgänge ein reichverzweigtes Netz in der Zylinderschicht des parenchymatischen oder parenchymreichen Wundholzes (Fig. 106). In der Rinde treten derartige abnorme Gangbildungen und Gewebelösungen niemals auf.

Harzgallen sind gleichsam Inseln von Wundholzparenchym, die nach Verletzung des Kambiums der Koniferen entstanden sind und nach Überwallung — ich folge TSCHIRCHS Schilderung⁵⁾ — von normalem

1) Über diesen vgl. TSCHIRCH a. a. O., 103 ff.

2) SORAUER-GRÄBNER, Handb. d. Pflanzenkrankh., 5. Aufl., 1924, 1, 954.

3) TSCHIRCH, Üb. d. sog. Harzfluß (Flora 1904, 93, 179; dort weitere Literatur); FABER, F., Experimentaluntersuch. üb. d. Entsteh. d. Harzflusses bei Abietineen. Diss., Bern 1901.

4) MÄULE, a. a. O. 1895, 18, 19. Vgl. ferner KIRSCH, The origin a. developm. of resin canals in the Conif. etc. (Proc. Transact. Roy. Soc. Canada 1911, ser. III, 5, 43); über analoge Vorgänge der Harzbildung im Wundholz fossiler Bäume siehe CONWENTZ, a. a. O. (s. o. p. 107, Ann. 3) und JEFFREY, The wound reaction of *Brachyphyllum* (Ann. of bot. 1906, 20, 383); über den Einfluß der Entlaubung auf die Bildung abnormer Harzgänge HARPER, A. G., Defoliation: its effects upon the growth and struct. of the wood of *Larix* (Ann. of bot. 1913, 27, 621); TUBEUF, Harznutzung d. Fichte in Grafrath (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. 1918, 16, 78).

5) TSCHIRCH & NOTTBERG, Experimentalunters. üb. d. Bild. d. Harzgallen u. verwandter Gebilde bei uns. Abietineen (Arch. d. Pharm. 1897, 256; NOTTBERG, Diss., Bern 1897 in Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1897, 7); TSCHIRCH, a. a. O. 1904; LINDINGER, Harzgallen an *Pinus Banksiana* (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft. 1906, 4, 168).

Xylem allseits umschlossen werden; diese „eingekapselten“ Wundholzmassen „verharzen“ auf rein lysigenem Wege; die Harzgalle enthält schließlich einen ansehnlich großen Harzklumpen¹⁾ (Fig. 107).

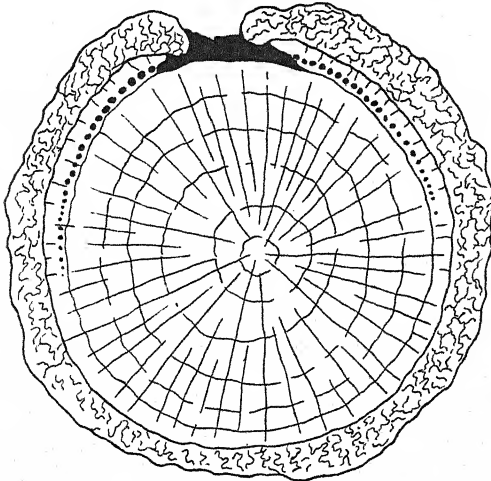


Fig. 105.

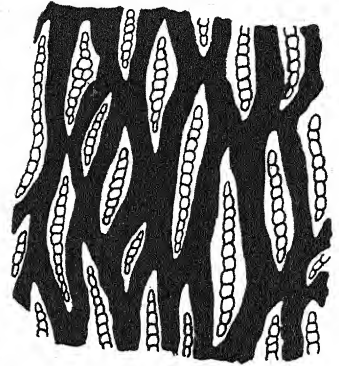


Fig. 106.

Fig. 105. Harzfluß der Koniferen. Schematische Darstellung. Nach TSCHIRCH.

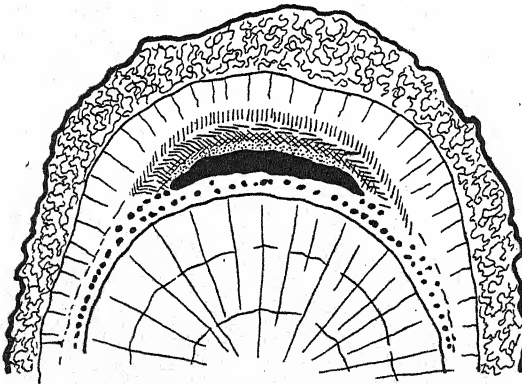


Fig. 107.

Fig. 106. Harzfluß der Koniferen. Tangentialschnitt durch den die Harzkanäle enthaltenden Wundholzzyliinder. Nach TSCHIRCH.

Fig. 107. Harzgalle einer Konifere. Schematische Darstellung.

Nach TSCHIRCH.

Wie beim Harzfluß der Koniferen liegen die Dinge auch beim Harz- oder Balsamfluß vieler Laubbäume. MÖLLER²⁾ hat festgestellt,

1) Der Terminus Harzgalle ist insofern kein glücklicher, als eine durch Parasiten angeregte echte Gallen- oder Zedienbildung (s. u.) bei den hier besprochenen Beulen nicht vorliegt, sondern lediglich die Reaktion der Pflanze auf einen Wundreiz. Bei den „Harzgallen“, welche ein Mikrolepidopteron (*Evotria resinella*) an *Pinus* erzeugt, handelt es sich um eine echte Gallenbildung: der infizierte Zweig wird durch einen Parasiten zu abnormem Wachstum angeregt; auffallend werden die Gebilde allerdings erst durch die lokale Anhäufung von Harz, das über mandelgroße Knollen an den Zweigen bildet. (Vgl. DIECKMANN, H., D. Harzgallenentwickler u. sein Bau, Natur u. Kultur 1912/13, 10, 326.) Ähnliche abnorme Sekretanhäufungen entstehen an lackliefernden Pflanzen, deren Sekrete die jungen Individuen von *Coccus laccae* umfließen („Lackgallen“).

2) MÖLLER, Üb. *Liquidambar* und *Storax* (Zeitschr. d. allg. Österr. Apotheker-Ver. 1896).

daß auch bei *Liquidambar* die neu gebildeten Holzschichten es sind, in welchen nach Verwundung zunächst interzellulare, später durch Zellenlösung sich vergrößernde Balsamgänge entstehen; auch das Markstrahlgewebe kann an der Balsambildung teilnehmen. TSCHIRCH¹⁾ hat für eine große Anzahl anderer Laubbäume dasselbe feststellen können. Bei *Styrax Benzoïn* ist der Balsam ein durchaus pathologisches Produkt, das nach TSCHIRCH in unverletzten Zweigen überhaupt nicht gebildet wird; *Toluifera Pereira* und *T. balsamum* bilden normalerweise nur in der primären Rinde kleine schizogene Sekretbehälter, die meist schon früh durch Borkebildung verloren gehen.

6. Regeneration.

Durch Verwundung wird entweder den Pflanzen ein — wenn auch noch so kleines — Stück ihres Körpers genommen oder in die Kontinuität ihres lebendigen Körpers eine Lücke geschlagen. Jede Schnitt- oder Stichwunde, auch wenn sie noch so klein ist und von so feinen Instrumenten beigebracht wird, wie es die Stechborsten oder Rüssel vieler phytophager Insekten sind, ist ausreichend, um eine ansehnliche Zahl von Zellen zu zerstören; die Menge dessen, was bei der Verwundung verloren geht, kann andererseits das Vielfache von dem betragen, was als lebendiger reaktionsfähiger Rest von dem Gesamtkörper unzerstört bleibt, wie jeder Baumstumpf lehrt. Ein Schnitt, der quer durch Achsen oder Wurzeln geführt wird, oder der Riß, der eine Blattspreite zerfetzt, zerstört aber nicht nur eine mehr oder minder große Zahl lebender Zellindividuen, sondern mit diesen auch die Kontinuität der lebenden Anteile des verletzten Organes und unterbricht oft viele Leitungsbahnen, welche die nunmehr getrennten Teile früher miteinander verbanden. Verläuft die Wunde parallel zur Oberfläche, so werden die Epidermis vom Grundgewebe oder die Schichten des letzteren voneinander getrennt werden. Derartige Zerstörungen der Kontinuität können aber auch zustande kommen, ohne daß irgendwelche Zellen den Tod erleiden müßten und für den Gesamtorganismus verloren gingen. Die Plasmodesmen freilich, welche alle lebenden Zellen des Pflanzenkörpers — wie wir annehmen dürfen — miteinander verbinden, werden auch bei Wunden dieser Art zerstört.

Alle Vorgänge, welche die hier genannten Wirkungen der Verwundung wieder mehr oder minder vollkommen beseitigen, durch welche also die zerstörten Anteile des verwundeten Organes oder Organteiles wieder neu geschaffen werden, oder durch welche die unterbrochene Kontinuität wieder hergestellt wird, wollen wir als Regenerationsvorgänge bezeichnen (Josts Wiederbildung²⁾).

Restitution ist diejenige Form der Regeneration, welche die Wirkungen des Traumas völlig aufhebt und den verletzten Organismus in allen Beziehungen zu dem Status quo ante zurückbringt: durch sie wird der verwundete Organismus wieder ad integrum restituiert. Beispiele für sie sind selten; in der Mehrzahl der Fälle handelt es sich um Neubildungsvorgänge bzw. um Verheilungsprozesse, deren Produkte den durch

1) TSCHIRCH, a. a. O. 1904; SVENDSEN, C. J., Üb. d. Harzfluß bei d. Dikotylen, speziell bei *Styrax*, *Canarium*, *Shorea*, *Toluifera* und *Liquidambar*, Diss., Bern 1905.

2) Jost, Pflanzenphysiol. 4. Aufl., 1923, 2, 148.

das Trauma genommenen oder zerstörten Anteilen physiologisch wohl gleichwertig, aber formal doch nur ähnlich sind; die Spuren der Verwundung werden daher nicht getilgt und bleiben namentlich im Gewebebau des verletzten Individuums zeitlebens kenntlich.

Sowohl die Zelle kann nach traumatischen Störungen Regeneration und Restitution erfahren als auch die Gewebe.

A. Regeneration der Zelle.

Es ergibt sich ohne weiteres aus der Lage der Membran als des äußersten Teiles der typischen Pflanzenzelle, daß sie mechanischen Schädigungen (Störungen ihrer Kontinuität, Loslösung vom plasmatischen Inhalt der Zellen) am meisten ausgesetzt ist, und daß mit jedem traumatischen Substanzverlust des Zellenleibes eine traumatische Schädigung der Zellhaut sich verbinden muß.

Regeneration und Restitution der Membran ist bei Zellen der verschiedensten Art leicht zu beobachten: einerseits lassen sich experimentelle Eingriffe in die Kontinuität der Zellhaut und in ihre Verbindung mit dem Plasma meist leicht ausführen; andererseits läßt sich an vielen Versuchsobjekten etwaige Membranneubildung mühelos nachweisen. Wir sind daher über die Vorgänge der regenerativen Membranneubildung relativ gut unterrichtet.

Offenbar sind hierbei Schädigungen verschiedener Art zu berücksichtigen: entweder wir tragen von den Häuten einen Teil ihrer Schichten ab, ohne den Protoplasten selbst zu treffen, oder wir legen den Protoplasten bloß, indem wir durch Stich- und Schnittwunden die Kontinuität der Zellulosehülle zerstören oder durch Plasmolyse den Plasmaleib von seiner Membran stellenweise oder allseits abheben.

Im allgemeinen wird es aus technischen Gründen nur bei besonders starken Zellhäuten möglich sein, Schädigungen der erstgenannten Art im Experiment auf die Zellen einwirken zu lassen. Daß in der Tat abgetragene Schichten dicker Membranen ersetzt werden können, hat TITTMANN¹⁾ für *Agave americana*, *Aloë ligulata* und *A. sulcata* nachgewiesen: die Kutikula ist an den Blättern dieser Gewächse bekanntlich sehr stark entwickelt und läßt sich ohne ersichtliche Schädigung der Protoplasten entfernen. Im feuchten Raume fällt die neu gebildete Kutikula schwächer aus als unter normalen Verhältnissen. — Eine Regeneration des Wachsüberzuges beobachtete TITTMANN bei *Ricinus communis*, *Rubus biflorus* und *Macleya cordata*. Verschiedenen *Sedum*- und *Echeveria*-Arten fehlt die Befähigung zur Wachsregeneration.

Werden durch die Verwundung Zellenteile bloßgelegt, welche vorher nicht von der Außenwelt berührt wurden, so kann an den entblößten Flächen Neubildung derjenigen Schichten erfolgen, die an den normalen freien Außenflächen der Zellen gefunden werden. Solches beobachtete TITTMANN an zerstückten Fäden von *Cladophora glomerata*, die an den bloßgelegten Querwänden ihre „Mukosa“ (CZAJEK) neu bilden.

1) TITTMANN, Beob. üb. Bildung u. Regeneration d. Periderms, d. Epidermis, d. Wachsüberzuges u. d. Kutikula einiger Gewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1897; **30**, 116). — Über den Wachsbelag der Blätter und seine Beseitigung s. auch BUSCALIONI & MUSCATELLO a. a. O. (o. p. 82 Anm. 4).

Beobachtungen über die Veränderungen der Haarstummel höherer Pflanzen hat BURCKHARDT angestellt¹⁾.

Daß es auch an zartwandigen Zellen gelingt, die äußeren Schichten der Haut zu entfernen, zeigen Versuche mit Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginiana*: durch ein- oder mehrstündigen Aufenthalt der Objekte auf Eis werden die Membranen oder die Beziehungen, die zwischen ihnen und dem Plasma bestehen, in der Weise verändert, daß nach der Rückkehr in normale Temperatur und bei fortgesetztem Streckungswachstum der Zellen die äußersten Lamellen der Membranen abgesprengt werden, wie Fig. 108 zeigt²⁾. Nach solcher Vorbehandlung werden die Zellen vermutlich zur Prüfung ihrer Membranregenerationsfähigkeit gut tauglich sein.

Sehr viel größere Bedeutung kommt den Fällen zu, in welchen der Protoplast auf die eine oder andere Weise allseits oder stellenweise bloßgelegt wird: die Wirkung von Schädigungen dieser Art läßt sich an allen Zellenformen und allen Pflanzen im Experiment stets mühelos studieren. Besonders geeignete Objekte sind die großzelligen Siphoneen; doch wird

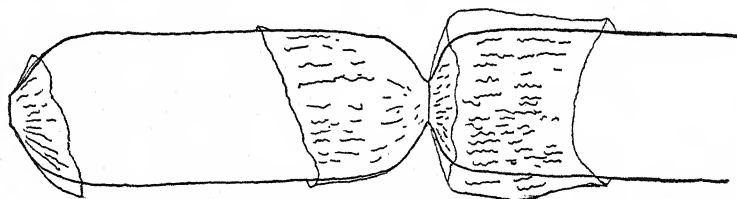


Fig. 108.

Ablösung der äußeren Membranschichten nach Einwirkung niederer Temperatur; Staubfadenhaar der *Tradescantia virginiana*.

sich zeigen, daß aus allen Hauptgruppen des Pflanzenreichs Gewächse bekannt sind, an deren Zellen nach Bloßlegung des Protoplasten sich Restitutionsvorgänge abspielen und Membranneubildung beobachten läßt; allerdings ist — wie es scheint — bei den niederen Pflanzen die Befähigung zur Membranrestitution sehr viel besser entwickelt als bei den Vertretern der höheren Klassen.

Dem Experiment, das uns über das Verhalten der Zellen nach Bloßlegung des Protoplasten Aufschluß geben soll, wird dann seine eleganteste Form gegeben sein, wenn es gelingt, den Plasmaleib ganz oder stellenweise von der zugehörigen Membran zu trennen und gleichzeitig ihn selbst unverstümmt zu lassen. Das gelingt vortrefflich auf dem Wege der Plasmolyse.

KLEBS³⁾ hat gezeigt, daß man die Protoplasten durch plasmolytische Trennung von ihrer Zellhaut zur Bildung neuer Membranen veranlassen kann. Vertreter der verschiedensten Pflanzengruppen — Algen (*Vaucheria*, *Zygnema*, *Mesocarpus*, *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Conferva*, *Chaetophora*, *Stigeoclonium*, *Cladophora*), Moose (*Funaria*-Blätter), Farne

1) BURCKHARDT, W., D. Lebensdauer d. Pflanzenhaare, ein Beitr. z. Biol. dieser Organe. Diss., Leipzig 1913.

2) KÜSTER, Experim. Physiologie d. Pflanzenzellen (ABDERHALDENS Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 1, 1924, 961, 1017.

3) KLEBS, Beitr. z. Physiol. d. Pflanzenzelle (Untersuch. d. Bot. Inst. Tübingen 1888, 2, 489).

(Prothallien von *Gymnogramme*) und monokotyle Gewächse (Blätter von *Helodea canadensis*) — gaben dabei im wesentlichen übereinstimmende Resultate. Allerdings beanspruchte bei verschiedenen Objekten die Bildung der neuen Haut verschieden lange Zeit: *Vaucheria* bildete in 10% iger Glukose die neue Zellhaut bisweilen schon innerhalb der ersten Stunde, *Conserva* und Zellen von Prothallien bildeten sie nach 1—2 Tagen, *Zygnema* brauchte 3—4 Tage, Zellen von *Funaria* und *Helodea* 8—10 Tage und darüber. Andererseits gelang es nicht, durch Plasmolyse mit Zuckerlösungen die Zellen von Desmidiaceen (*Desmidium*, *Euastrum*, *Cosmarium*, *Penium*, *Pleurotaenium*, *Closterium*, *Tetmemorus*) und Diatomeen (*Melosira*) zur Bildung neuer Membranen anzuregen. Ebenso resultatlos fielen die Versuche mit manchen Prothallien (*Blechnum*, *Ceratopteris*), mit *Lemna* und *Vallisneria* sowie mit Dikotyledonen (*Symphoricarpus*) aus. Was die letzteren anbetrifft, so ist wohl der negative Ausfall der Experimente in der von KLEBS gewählten Art der Versuchsanstellung oder in der Spezietät seines Versuchsobjektes zu suchen; jedenfalls ist die von KLEBS ausgesprochene Vermutung, daß den Dikotyledonen allgemein die Fähigkeit, neue Membranen zu bilden, abgehe, in dieser allgemeinen Fassung nicht zutreffend. Das Plasma von Wurzelhaaren der Dikotyledonen bildet nach Einwirkung der Plasmolyse neue Membranen; dasselbe gilt für das Plasma der Pollenschläuche¹⁾; weiterhin konnte TOWNSEND an plasmolysierten Siebröhren von *Bryonia* und *Cucurbita* neue Membranen entstehen sehen²⁾. Membranbildung an plasmolysierten Brennhaaren von *Urtica* beobachtete PALLA³⁾, auf dessen Befunde später noch zurückzukommen sein wird, und namentlich werden von MANN zahlreiche Dikotyledonen angeführt (*Sedum*, *Caltha*, *Primula*, *Jussiaea* u. a.), die zur Bildung von Restitutionsmembranen befähigt sind⁴⁾.

Je nach dem osmotischen Druck der einwirkenden Lösung erreicht bekanntlich die Plasmolyse einen verschiedenen Grad: entweder es löst sich der Plasmaschlauch nur stellenweise von seiner Membran ab, oder er schrumpft zu einer Kugel zusammen, die allseits sich von der Haut ge-

1) Vgl. PALLA, Beobacht. üb. Zellhautbildung an des Zellkerns beraubtem Protoplasma (Flora 1890, **73**, 314); ACQUA, Contrib. alla conosc. d. cellula veget. (Malpighia 1891, **5**, 3). — „Normaler“weise spielt sich derselbe Vorgang der Kappenbildung in den Wurzelhaaren der javanischen Farne *Drymoglossum nummularifolium* und *D. piloselloides* ab (nach HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanat., 4. Aufl., 1904, 205): „Bei länger andauerndem Wassermangel zieht sich nämlich das Plasma des vertrocknenden Wurzelhaares samt dem Zellkern in den Basalteil des Haares zurück, über welchem sich eine mehr oder minder regelmäßige Einschnürung des Haarkörpers bemerklich macht. An dieser Stelle wird dann eine Membrankappe gebildet, welche den nunmehr eingekapselten Protoplasten des Haares von dem vertrockneten Teile abgrenzt. Letzterer löst sich dann ab, und die so entstandene Wurzelhaaranlage harrt nur des belebenden Wassertropfens, um alsbald zu einem neuen Haar auszuwachsen.“ — Die Frage, ob nicht auch die Kappenbildungen in Bastfasern (KRABBE, Beitr. z. Kenntnis d. Struktur u. d. Wachstums vegetab. Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, **13**, 346) den oben erwähnten abnormen Bildungen im wesentlichen gleichzustellen sind, hat REINHARDT bereits aufgeworfen (Plasmolyt. Stud. z. Kenntnis d. Wachstums d. Zellmembr. Festschr. f. SCHWENDENER 1899, 425).

2) TOWNSEND, Einfl. d. Zellkerns auf die Bild. d. Zellhaut (Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, **30**, 484).

3) PALLA, Üb. Zellhautbild. kernloser Plasmateile (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 408).

4) MANN, Unters. üb. Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten. Bornaleipzig 1906.

trennt hat; im ersten Falle entsteht nur eine neue Membrankappe, die sich rings an die mit dem Plasma in Kontakt gebliebene alte Haut ansetzt, im zweiten Fall eine komplette Umhüllung für die Plasmakugel.

Dafür, daß, wie nach Plasmolyse, auch nach Verletzung der Zellen, d. h. nach gewaltsamer Abtragung von Membranstücken, die mit gleichzeitigem Verlust von lebendiger Zellsubstanz verbunden ist, eine Neubildung der Membran eintritt, lassen sich weniger Beispiele anführen als für den ersten Fall.

An erster Stelle sind die oft untersuchten¹⁾ Siphoneen zu nennen, die zum Teil schon in der kürzesten Zeit ihre Wunden durch Membranneubildung zu heilen vermögen. Alle bisher geprüften Siphoneen (*Anadyomene*, *Botrydium*, *Bryopsis*, *Caulerpa*, *Codium*, *Derbesia*, *Halimeda*, *Udotea*, *Valonia*, *Vaucheria*) sind ausnahmslos der Membranneubildung fähig — *Codium* wenigstens an den englumigen Markschläuchen. Wie die Siphoneen, verhalten sich auch die ihnen ähnlichen Phykomyzeten, die bei der Bildung von Vernarbungsmembranen noch durch die geringe Lumenweite ihrer Myzelschläuche unterstützt werden²⁾.

Wundheilungsvorgänge an *Ceratium*-Zellen zeigen, daß die Hörner dieser Peridineen abbrechen und die Restitutionsmembranen zu neuen langen Hörnern auswachsen können, so daß das Aussehen intakter Zellen wieder restituiert wird³⁾; es scheint, daß die Spitze der Hörner nach wiederholter Verstümmelung mehrfach regeneriert werden kann.

Bei den höheren Pflanzen fehlt, soweit bis jetzt bekannt, verletzten Zellen die Fähigkeit zur Restitution fast immer. Gleichviel ob die Folgen des Plasmaverlustes die Hauptrolle spielen, und dieser von den relativ kleinen Zellen nicht ertragen werden kann, oder ob die Berührung des bloßgelegten Plasmas mit der Außenwelt zerstörend wirkt, oder ob andere Faktoren den Ausschlag geben, jedenfalls gehen fast immer die verletzten Zellen zugrunde, ohne ihre Membranen ausgeheilt zu haben. Nur wenige Ausnahmen sind bis jetzt bekannt.

Bricht man an den Brennhaaren von *Urtica dioica* den oberen Teil ab — gleichviel ob nur das Köpfchen oder einen größeren Teil —, so bildet zuweilen das Plasma in wechselnder Entfernung von der Bruch-

1) Aus der reichhaltigen Literatur seien folgende Arbeiten genannt: HANSTEIN, Ü. d. Lebensfähigkeit d. *Vaucheria*-Zelle (Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. Bonn 1872); HANSTEIN, Reproduktion u. Reduktion v. *Vaucheria*-Zellen (HANSTEIN'S Bot. Abhandl. 1880, 4, 45); SCHMITZ, Beobacht. ü. d. vielkernigen Zellen d. Siphonokladiaceen (Festschr. d. naturforsch. Ges. Halle 1879, 275); NOLL, Ü. d. Einfl. d. Lage auf d. morphol. Ausbild. einiger Siphoneen (Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1888, 3, 466); WAKKER, D. Neubildungen an abgeschnitt. Blättern v. *Caulerpa prolifera* (Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 1886, 251); KLEMM, Ü. d. Regenerationsvorgänge bei d. Siphonazeen (Flora 1894, 73, 19); KLEMM, Ü. *Caulerpa prolifera* (Flora 1893, 77, 460); KÜSTER, Ü. Vernarbungs- und Proliferationserschein. bei Meeresalgen (Flora 1899, 86, 143); WINKLER, Ü. Polarität, Regeneration u. Heteromorphose bei *Bryopsis* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, 35, 449); PROWAZEK, Beitr. z. Protoplasmaphys. (Biol. Zentralbl. 1901, 21, 87); JANSE, Polarität u. Organbildung b. *Caulerpa prolifera* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, 42, 392); MIRANDE, Rech. s. la composition chim. de la membr. et le morcellement du thalle chez les Siphonales (Ann. sc. nat. bot. sér. IX, 1913, 18, 147); NICHOLS, Methods of healing in some algal cells (Americ. journ. of bot. 1922, 9, 18); KÜSTER, a. a. O. 1924.

2) Vgl. besonders VAN TIEGHEM, Nouv. rech. s. l. Mucorinées (Ann. sc. nat. bot. 1874, sér. IV, 1, 19).

3) KOFOD, CH. A., Exuviation, autotomy and regeneration in *Ceratium* (Univ. of California public. 1908, 4, No. 6/7, 345, 377).

fläche eine zarte Vernarbungsmembran aus; in zwei Fällen sah ich sogar an einem verstümmelten Haar eine neue, sehr zartwandige, nicht völlig regelmäßig ausgebildete Spitze entstehen (vgl. Fig. 109). Solche Regenerationstätigkeit bringt ganz ähnliche Formen zustande, wie die soeben für *Ceratium* erwähnte. Ähnlich wie die großen Brennhare der Urtikazeen verhalten sich in vielen Beziehungen die der Loasazeen: vielleicht wird unter geeigneten Verhältnissen bei diesen wie jenen auch eine Regeneration des Köpfchens möglich, so daß der restituierte Teil dem eingebüßten kongruent, und das nämliche Brennhaar mehr als einmal als Waffe wirksam werden könnte. Daß die Haare von *Urtica urens* ihre Wunden durch Membranen verschließen können, hat übrigens schon KALLEN mitgeteilt¹⁾.

Als zweites Beispiel sind die Milchröhren zu nennen, die ebenfalls nach Verwundung durch Bildung von Membrankappen ausheilen: TISON beobachtete die letzteren beim Blattfall von *Morus alba* u. a.²⁾.

Die Milchröhren ebenso wie die Brennhare zeigen aufs neue, daß auch die Zellen der Dikotyledonen zur Neubildung von Membranen befähigt sind.

Einen besonderen Fall, der aber nichts wesentlich Neues bringt, haben wir dann vor uns, wenn es — ähnlich wie oben für plasmolytische Vorgänge zu schildern war — durch Verwundung der Zellen gelingt, den Protoplasten auf allen Seiten bloßzu-

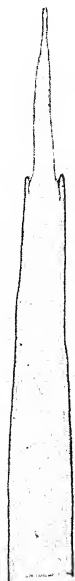


Fig. 109.

Restitution der Zelle. Verstümmeltes Haar von *Urtica dioica* mit regenerierter Spitze.



Fig. 110.

Restitutionswachstum. Die plasmolysierten Zellen eines *Zygnerma*-Fadens sind zu spiralgewundenen Körpern ausgewachsen. Nach KLEBS.

legen. Aus den großen Zellen der Siphoneen werden bei Verwundung vielfach Protoplasten von wechselnder Größe ausgestoßen, die sich — günstige äußere Bedingungen vorausgesetzt — neu umhüllen können³⁾.

Ein dritter Weg, der zu ähnlichen Zielen führt wie Plasmolyse und Verletzung, ist lokale Tötung des Protoplasmas intakter Zellen. Eng umschriebene, willkürlich gewählte Stellen des Zellenleibes abzutöten, gelingt bei den Riesenzellen der *Caulerpa*: NOLL⁴⁾ hat schon 1887 ge-

1) KALLEN, D. Verhalten d. Protoplasmas in d. Gewebe v. *Urtica urens* entwicklungsgeschichtl. dargestellt (Flora 1882, 65, 65).

2) TISON, Rech. s. la chute d. feuilles chez les Dicot. (Thèse, Caen 1900).

3) Vgl. KLEBS und SCHMITZ, a. a. O.O.; ferner HABERLANDT, Üb. d. Lage d. Kerns in sich entwickelnden Pflanzenzellen (Ber. d. D. bot. Ges. 1887, 5, 211) u. a.

4) NOLL, Experim. Untersuch. üb. d. Wachstum der Zellmembran. Würzburg 1887. — Über die Bildung von Zellwandkappen über abgestorbenen Plasmamassen der *Zygnerma*-Zellen vgl. NÉMEC, Üb. Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten

zeigt, daß man mit übermangansaurem Kali oberflächliche Schichten des Plasmas der Kaulerpen ätzen und töten und die tiefer liegenden intakten Plasmaschichten durch diesen Eingriff zur Bildung einer neuen Membranschicht anregen kann, so daß der nekrotische Plasmaballen zwischen zwei Zellhautlamellen zu liegen kommt (Fig. 111). —

Weiterhin haben wir die Qualität der Restitutionsmembranen auf ihre Struktur, ihre Wachstumsfähigkeit usw. mit den entsprechenden normalen Zellhäuten zu vergleichen.

Wir finden unter den nach Plasmolyse oder nach Verwundung gebildeten Membranen solche, welche in Struktur und Wachstumsfähigkeit den normalen völlig gleichen, und andere, die irgendwelche Abweichungen erkennen lassen. Die Vernarbungsmembran von *Urtica* (Fig. 109) bleibt im Vergleich mit der normalen Brennhaarmembran sehr zart. Noch auffälliger sind die Unterschiede bei manchen Algen, in deren Zellen nach Plasmolyse KLEBS weiche, schwach lichtbrechende, anscheinend sehr wasserreiche Membranen entstehen sah (*Spirogyra*, *Mesocarpus*).

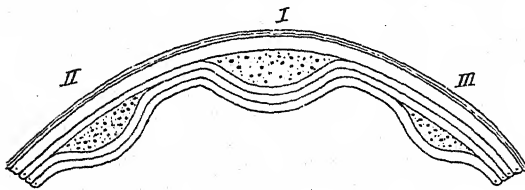


Fig. 111.

Vernarbungsmembran: Querschnitt durch einen *Caulerpa*-Thallus, der dreimal mit einem Kristall von MnO_4K angeätzt worden ist; sukzessive (I, II, III) Bildung von Vernarbungsmembranen. Nach NOEL.

Vermutlich ist hierbei die Wirkung des fremden, die Zelle umgebenden Mediums (10—15% ige Zuckerlösung), in welchem KLEBS seine Zellen kultivierte, von Bedeutung.

Es ist zu beachten, daß nicht in allen Fällen die neu gebildeten Membranen wachstumsfähig sind. Während bei vielen Siphoneen die Vernarbungsmembranen oft bald nach ihrer Bildung nachweislich ein ergiebiges Flächenwachstum erfahren, bleibt bei den nach Plasmolyse gebildeten Membranen anderer Objekte das Wachstum regelmäßig aus, z. B. in den Zellen von *Helodea* oder *Funaria* (nach KLEBS). Bei den plasmolysierten und neu umhüteten Zellen von *Oedogonium* tritt zwar kein Wachstum, wohl aber Teilung und Schwärmsporenbildung ein. Wo Wachstum erfolgt, führt dieses in manchen Fällen zur Bildung abnormer Formen: bei *Zygnema* entstehen, wie KLEBS beschreibt, unregelmäßige, schraubig gewundene Gebilde (vgl. Fig. 110). Zu abnormen rhizoidähnlichen Formen sah ich stets das Wachstum der Vernarbungsmembranen von *Anadyomene* (Aquariumkulturen) führen. Zweifellos wird in beiden Fällen die abnorme Betätigung des Wachstums unter geeigneten Kulturbedingungen durch normale Gestaltungsvorgänge sich ersetzen lassen.

Membranneubildung an denjenigen Stellen, an welchen dem Plasmaleib die ihn berührende Zellhaut genommen worden ist, stellt die vollkommenste Art der Verheilung und Restitution dar, weil durch sie ein dem genommenen oder zerstörten Stück gleich großes aus gleichartigem Material hergestellt wird.

In anderen Fällen erfolgt die Neubekleidung der lebenden Zellinhalte und ein wenigstens provisorischer Wundverschluß durch Degene-

Zellen (Sitzungsber. Kgl. böhm. Ges. Wiss. 1899). Über die Zelluloseabkapselung toten Plasmas bei *Chaetomorpha* siehe NICHOLS, Methods of healing in some algal cells, Americ. Journ. of bot. 1922, 9, 18, pl. III).

ration und Verfestigung derjenigen Plasmaanteile, die an der Wundfläche liegen.

Beispiele hierfür liefern zunächst wieder die großzelligen Siphoneen. Sticht man eine turgeszente Zelle von *Valonia utricularis* an, so spritzt ein feiner Strahl hervor. Selbst dann, wenn man durch sanften Druck mit den Fingern das Ausströmen der Flüssigkeit noch unterstützt, findet dieses jedoch sehr bald ein Ende: an der Stichwunde bildet sich ein gallertiger chlorophyllfreier Plasmapfropf, der die Wunde verschließt, später ein neues Membranstück. Bei kräftigen Schläuchen von *Bryopsis* bildet sich nach Verletzung und nachfolgender Ejakulation von Plasmatrümmern usw. ein Pfropf aus einer körnigen Substanz, die ich für desorganisiertes Protoplasma halte¹⁾. Bei unmittelbarer Beobachtung unter dem Mikroskop gewährt die Entstehung der körnigen Masse einen ähnlichen Anblick wie die Erstarrung eines Wachstropfens; zuweilen bilden sich in der Verschußmasse noch zusehends heranwachsende Kristalle.

Andere Degenerationerscheinungen beschreibt NOLL²⁾ für verwundete *Derbesia*-Schläuche; auch in ihnen bilden sich an der Wundstelle umfangreiche Plasmapfropfe, in welche, bevor sie fest werden, das angrenzende lebende Plasma sich hineinbohrt, so daß allerhand labyrinthische Gänge und Membrangebilde in ihm entstehen, „indem sich die Form des vordringenden Protoplasmas durch Membranbildung auf seiner Oberfläche fixiert“; die Bildung voluminöser Verschlüsse aus totem Protoplasma kombiniert sich hierbei mit der Produktion typischer Restitutionsmembranen³⁾.

Den Zellen der höheren Pflanzen kommen ganz ähnliche Fähigkeiten zu, z. B. den besonders großen Zellen, wie den Brennhaaren von *Urtica* und der Loasazeen; auch bei ihnen erfolgt die Bildung oft sehr umfanglicher Pfropfe, die aus abgestorbenem Plasma bestehen und streckenweise als voluminöser fester Wandbelag sich entwickeln können. Auch die labyrinthischen Gänge und die Kombination des Pfropfes mit typischer Restitutionsmembran kehren bei den Brennhaaren wieder⁴⁾. — Verwundete Milchröhren sind ebenfalls zur Bildung von Koagulationspfropfen befähigt. Der Umstand, daß auch sie selbst nach ansehnlichen traumatischen Substanzverlusten nicht zugrunde gehen, sondern verheilen, legt den Gedanken nahe, daß für die Qualifikation zu den geschilderten Verheilungsprozessen die Größe und der Zytoplasmareichtum der Zellen von maßgebender Bedeutung sein möchten. Wie TISON⁵⁾ gezeigt hat, bildet der erstarrte Milchsaft einen provisorischen Verschuß der Röhren; unter diesem bildet sich später wie bei den Brennhaaren noch eine Vernarbungsmembran. Ungegliederte und gegliederte Milchröhren stimmen in diesem Punkte überein (*Euphorbia*, *Ficus*, *Morus*, *Scorzonera*, *Tragopogon* u. a.); dieselben Vernarbungsvorgänge gehen bei milchsafftführenden Pflanzen dem normalen Blattfall voraus (TISON). —

Über die Niederschlags- und Erstarrungshäutchen, die sich auf der Oberfläche pflanzlicher Protoplasten bei Berührung mit der Außenwelt

1) KÜSTER, Üb. *Derbesia* u. *Bryopsis* (Ber. d. D. bot. Ges. 1899, 17, 77).

2) NOLL, a. a. O. 1887.

3) Vgl. auch MIRANDE, a. a. O. 1913.

4) KALLEN, a. a. O.; KÜSTER, G., D. Haarkleid der Loasazeen. Diss., Erlangen 1914.

5) Vgl. namentlich TISON, Remarques s. la cicatrisation des tissus sécréteurs dans les blessures des pl. (Bull. soc. Linn. de Normandie 1904, sér. IV, 8); Rech. s. la chute des feuilles chez l. Dicot. (Mém. soc. Linn. de Normandie 1900, 20, 121).

bilden („Haptogenmembranen“), haben zuerst PROWAZEK und KÜSTER¹⁾ Untersuchungen angestellt.

Den an verwundeten Zellen wahrnehmbaren Erscheinungen der Regeneration und Membranergänzung einigermaßen vergleichbar sind die Vorgänge der Membranproduktion, durch welche die in lebende Zellen eindringenden Hyphen parasitischer Pilze gleichsam eingekapselt werden. Hyphen von Ustilagineen, die von Zelle zu Zelle im Wirtsgewebe vorwärts wachsen, können auf weite Strecken von Zellulose umscheidet werden²⁾. Wo *Erysiphe*-Haustorien in die Wirtszellen eindringen, entwickeln diese ansehnlich große Zellulosepfropfe³⁾. Auch die Haustorien der Peronosporazeen können von Membransubstanz umkapselt werden⁴⁾, ebenso die Myzelknäuel endotropher Mykorrhizen⁵⁾. Daß dasselbe Schicksal auch physiologische Einschlüsse der Zellen erfahren können, lehren die ROSANOFFSchen Kristalle und die von BERTHOLD⁶⁾ beobachteten Öltropfen der Aristolochiazeen, Piperazeen und Laurazeen. —

Schließlich sind noch die Bedingungen zu erörtern, deren Erfüllung als Voraussetzung der beschriebenen Regenerations- und Restitutionsvorgänge zu betrachten ist.

Untersuchungen an Protozoen haben gelehrt, daß isoliertes Plasma keinen neuen Zellkern aus sich bilden kann, daß isolierte Kerne ebenso wenig Plasma bilden können. Die Regeneration des Plasmas setzt einen Plasmarest voraus, die Regeneration des Kernes ein Kernfragment.

Ferner: Regeneration der Plasmaleiber aus einem Plasmarest kann nur eintreten, wenn mit ihm ein Kern oder Kernfragment verbunden geblieben ist, und umgekehrt kann ein Kernfragment sich nur dann zu einem normalen Kern ergänzen, wenn das Plasma oder ein Plasmarest ihm erhalten blieb. Isolierte Kerne ohne Plasma und ebenso Plasmaballen ohne Kerne sind überhaupt nicht dauernd lebensfähig⁷⁾. Plasma und Zellkerne müssen wenigstens fragmentweise vereinigt bleiben, wenn eine Restitution der Zelle möglich sein soll.

1) PROWAZEK, Z. Regener. d. Algen (Biol. Zentralbl. 1907, **27**, 737); KÜSTER, Üb. Veränd. d. Plasmaoberfläche bei Plasmolyse (Zeitschr. f. Bot. 1910, **2**, 689). Vgl. ferner HÖBER, Physik. Chemie d. Zelle u. Gewebe, 5. Aufl., 1922, 179, 387; NETTER, H., Üb. d. Beeinflussung d. Alkaliaufn. lebender Pflanzenzellen durch mehrwertige Kationen (Pflügers Arch. 1923, **198**, 225).

2) FISCHER v. WALDHEIM, Beitr. z. Biol. u. Entwicklungsgesch. d. Ustilagineen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1869/70, **7**, 61); v. GUTTENBERG, Beitr. z. physiol. Anat. der Pilzgallen 1905, 24 (dort weitere Literaturangaben); VOUG, Eine Beobachtung über den Selbstschutz der Pflanzenzelle gegen Pilzinfektion (Glasnik hrv. prirodoslovnog društva 1913, **25**, 201); NEUWIRTH, Ein endoparasitischer Pilz in d. Samenanlagen v. *Cycas circinalis* (Österr. bot. Zeitschr. 1914, **64**, 134). — Die von SOLMS-LAUBACH auf Pilzinfektion und die Wirkung eingedrungener Hyphen zurückgeführten seltsamen Zellulosebalken in den Zellen der Knollenrinde von *Balanophora globosa* und *B. elongata* haben nach STRIGL nichts mit Pilzen zu tun (STRIGL, D. anat. Bau d. Knollenrinde v. *B. u.* seine mutmaßliche funktionelle Bedeutung; Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1907, **116**, Abt. I, 104, 1050).

3) SMITH, G., The haustoria of the Erysipheae (Bot. Gaz. 1900, **29**, 153); ZIMMERMANN, A., Sammelreferate ü. d. Beziehungen zw. Parasit u. Wirtspfl. (Zentralbl. f. Bakteriologie, Abt. II, 1924, **63**, 106).

4) v. GUTTENBERG, a. a. O. 1905 u. a.

5) Vgl. z. B. MAGNUS, W., Studien an d. endotr. Mykorrhiza v. *Neottia nidus avis* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **35**, 205); SHIBATA, Zytol. Studien ü. d. endotr. Mykorrhizen (ibid. 1902, **37**, 643; amyloidähnliche Substanz um die Hyphenknäuel).

6) BERTHOLD, Studien ü. Protoplasmamechanik 1886, 26.

7) Vgl. VERWORN, Physiol. Bedeut. d. Zellkernes (Pflügers Archiv 1891, **51**, 1).

Was die für Pflanzenzellen wichtige Membran betrifft, so geht aus dem oben Gesagten bereits hervor, daß sie auch an völlig hautlosen Zellfragmenten regeneriert werden kann, und daß ferner ihre Neubildung vom Plasma ausgeht. Wichtig ist nun, daß bei vegetabilischen Zellen der Einfluß des Zellkernes von besonderer Bedeutung auch für den Vorgang der Membranneubildung ist. SCHMITZ (a. a. O.) hat zuerst betont, daß isolierte Plasmatrümmer aus Zellen der vielkernigen Siphonokladiaceen nur dann „lebensfähig bleiben und sich zu neuen selbständigen Zellen gestalten“, d. h. mit einer neuen Haut versehen können, wenn der losgelöste Plasmaklumpen einen oder mehrere Kerne aus der Mutterzelle mitbekommen hat. Ausführlicher hat KLEBS¹⁾ die Bedeutung des Kernes behandelt: kernlose Plasmastücke in den plasmolysierten Zellen von *Zygnema*, *Spirogyra* und *Oedogonium* oder von *Funaria* blieben zwar in Rohruckerlösung lange am Leben, bildeten bei *Spirogyra* und *Zygnema* auch Stärke in ihren Chromatophoren, aber niemals eine Membran (vgl. Fig. 112 a). Den Untersuchungen von SCHMITZ und KLEBS schließen sich mit den gleichen Ergebnissen die von HABERLANDT²⁾ an.

Aus seinen Beobachtungen geht hervor, daß auch nach „physiologischer“ Verwundung und nach „normaler“ Zerstückelung eines einkernigen Plasmaleibes dieselben Unterschiede an den beiden Teilstücken des letzteren wahrzunehmen sind; der Fall tritt bei Zellen ein, die bei Bildung eines ringförmigen Membranwulstes ihr Lumen sanduhrförmig einschnüren und schließlich ihren Inhalt in zwei Stücke zerlegen (Fig. 112 b).

Nach PROWAZEK (a. a. O.) regenerieren die Plasmaballen um so schneller, je mehr Kerne sie enthalten³⁾. —

Wird der lebendige Inhalt einer Zelle bei der Plasmolyse in zwei noch durch Plasmafäden miteinander verbundene Teilstücke zerlegt, so kann man bei dem weiteren Verhalten der Plasmaballen eine Fernwirkung des Kernes auf den kernlosen Anteil beobachten: auch kernfreie Plasmastücke werden zur Membranbildung be-

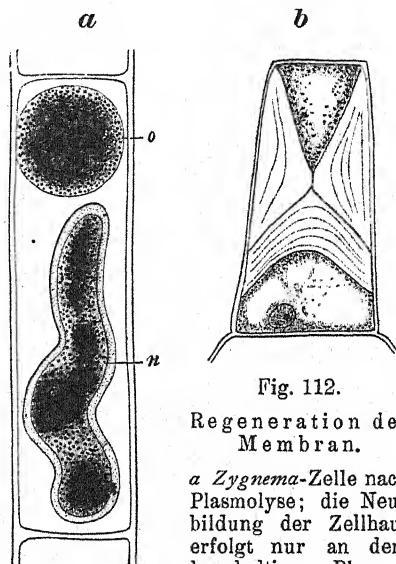


Fig. 112.

Regeneration der Membran.

a *Zygnema*-Zelle nach Plasmolyse; die Neubildung der Zellhaut erfolgt nur an dem kernhaltigen Plasmastück der Zelle (n); das kernfreie (o) bleibt nackt. Nach KLEBS. b Trichomzelle von *Sicyos angulatus* nach Durchschnürung des Protoplasten durch einen Membranring. Nach HABERLANDT.

1) Vgl. KLEBS im Tagebl. der Berliner Naturf.-Vers. 1886, 194; Üb. d. Einfl. d. Kernes in d. Zelle (Biol. Zentralbl. 1887, 7, 161); Beitr. z. Physiol. d. Pflanzenzelle (Ber. d. D. bot. Ges. 1887, 5, 181); ferner die oben schon zitierte ausführliche Publikation.

2) HABERLANDT, Üb. d. Bezieh. zw. Funktion u. Lage d. Zellkernes bei d. Pfl. 1887; Üb. Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf d. Funktion d. Zellkernes (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1889, 98, Abt. I, 190).

3) GRUBER (a. a. O.) gibt an, daß Stücke von Protozoen um so schneller sich ergänzen, je größer das Kernfragment ist, das sie mitbekommen haben.

fähigt, wenn ihnen von kernhaltigen Plasmaportionen durch verbindende Fäden der Einfluß des Kernes übermittelt werden kann (KLEBS). Dabei bedarf es aber einer „lebendigen Kontinuität“, Kontakt allein reicht zur Übermittlung des Einflusses nicht aus¹⁾.

Aus diesen Befunden darf aber nicht gefolgert werden, daß die Gegenwart des Zellkernes unter allen Umständen und jederzeit die *conditio sine qua non* für die Membranbildung abgibt. Namentlich durch die Versuche PALLAS ist gezeigt worden²⁾, daß auch ohne Zellkern eine solche Restitution möglich ist — in Pollenschläuchen (*Galanthus nivalis* u. a.), in Rhizoiden (*Marchantia polymorpha*) und in den Brennhaaren von *Urtica dioica* sah PALLA auch kernlose Protoplasmaportionen sich mit Zellmembranen umhüllen. Diesen Beobachtungen und den zuerst angeführten Erfahrungen über das unterschiedliche Verhalten kernhaltiger und kernloser Plasmastücke trägt PALLA Rechnung mit der Folgerung, daß isolierte Plasmaportionen auch dann, wenn sie kernlos geworden sind, instande sein werden, eine neue Membran zu bilden, „wenn sie zur Zeit ihrer Isolierung einen zur Membranbildung verwendbaren Stoff als Reservestanz enthalten“.

Mit PALLAS Beobachtungen stimmen die von ACQUA³⁾ überein. STRUMPF äußert die Vermutung, daß das Plasma jugendlicher Zellen auch ohne Kern noch Membranen auszubilden vermag, das der alten hingegen ohne die Mitwirkung des Kernes nicht mehr auskomme⁴⁾. Auch an tierischen Objekten sind Analoga zu der an Pflanzenzellen festgestellten Restitution ohne Zellkern gefunden worden⁵⁾.

Daß zuweilen außer den allgemeinen Erfordernissen für die Betätigung des Wachstums noch andere Bedingungen erfüllt sein müssen, damit neue Membranen gebildet werden, geht aus KLEBS' Mitteilungen hervor, nach welchen in plasmolysierten Zellen von *Zygnema* die Einwirkung des Lichtes für die Membranneubildung erforderlich ist⁶⁾.

* * *

1) TOWNSEND (a. a. O., s. o.) beobachtete Bildung von Restitutionsmembranen an plasmolysierten Siebröhren; da er die Siebröhren für kernlose Gebilde hielt (vgl. SCHMIDT, E. W., D. Kern der Siebröhre, Ber. d. D. bot. Ges. 1913, **31**, 78), schloß er aus seinem Befunde, daß die Plasmadesmen, welche die Siebröhren mit den kernhaltigen Nachbarzellen verbinden, die erforderliche lebendige Kontinuität mit wirk-samen Kernen herstellten.

2) PALLA, Beobacht. üb. Zellhautbild. an d. Zellkernes beraubten Protoplasten (Flora 1890, **73**, 314); Üb. Zellhautbildung kernloser Plasmateile (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 408).

3) ACQUA, Contrib. alla conosc. della cellula veget. (Malpighia 1891, **5**, 1); Sulla formaz. della parete e sull' accrescimento in masse di plasma prive di nucleo (Ann. di bot. 1910, **8**, 43).

4) STRUMPF, Z. Histologie d. Kiefer (Anz. Akad. Wiss. Krakau 1898, 312); vgl. noch GRÜTTNER. Üb. d. Erzeug. v. kernlosen Zellen (Diss., Erlangen 1897), sowie die zusammenfassende Darstellung KÜSTER, Exper. Physiol. d. Pflanzenzelle (ABDER-HALDENS Handb. d. biolog. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil 1, 1924, 961).

5) GRUBER (Beitr. z. Kenntn. d. Phys. u. Biol. d. Protozoen, Ber. Naturf. Ges., Freiburg 1886, **1**, 2, 12) gibt an, daß an kernlosen Fragmenten von Protozoen infolge einer Nachwirkung des Kernes unvollendete Peristomanlagen sich weiter entwickeln. Nach BALBIANI (Nouv. rech. expér. sur la mérotomie des infus. ciliées; Arch. de Microgr. 1891/92, **4**, 369) ist eine Nachwirkung nur insofern nachweisbar, als kernlose Teilstücke von Individuen, die unmittelbar vor ihrer Teilung stehen, sich einschnüren. Zu einer völligen Teilung kommt es aber nicht, vielmehr verschmelzen die beiden Hälften wieder miteinander.

6) Allerdings gibt es Ausnahmefälle, in denen auch im Dunkeln (KLEBS, a. a. O. 1888, 541) „eine Zellhautbildung um den kugeligen Protoplasten stattfindet. In reinen

Die Membranrestitution stellt in vielen Fällen das Ende der durch die Verwundung verursachten Veränderungen lebender, reaktionsfähiger Zellen dar: unter der neugebildeten Membran spielt sich, allem Anschein nach, das Leben ab wie vor dem Trauma. Doch fehlt es nicht an Ausnahmen. Fig. 113 bringt nach MIRANDE's Beobachtungen die Verheilung einer dem Thallus von *Caulerpa prolifera* beigebrachten Wunde zur Darstellung¹⁾: unmittelbar unter der Wundfläche hat sich ein Koagulationspfropf gebildet (Fig. 113 a, St_1), unter ihm die Restitutionsmembran (m_1).

Weiterhin folgt auf diese eine Strecke, an welcher der Zellinhalt allerlei Anzeichen der Degeneration erkennen läßt, die Membran samt Zellulosebälkchen (tr_1) gequollen sind u. a. m.; erst bei tr_2 ist das Aussehen der Zelle normal. Die bei m_1 vollzogene Wundheilung ist in der Tat nur eine provisorische und wird später ergänzt durch die in Fig. 113 b dargestellte zweite Membranbildung, welche das gesunde Zytoplasma

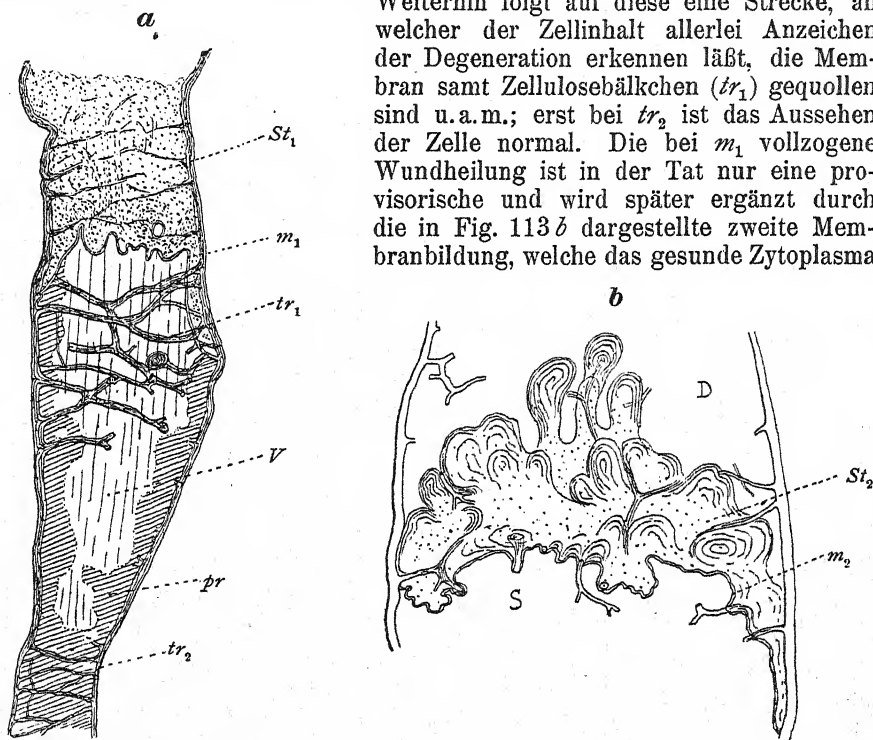


Fig. 113.

Fraktionierte Wundheilung mit wiederholter Membranneubildung bei *Caulerpa prolifera*. a Bildung der ersten Restitutionsmembran (m_1) unter dem Koagulationspfropf (St_1); pr Protoplasma, V Vakuole, tr_1 gequollene Zellulosebälkchen, tr_2 normale Zellulosebälkchen. — b Bildung der zweiten Restitutionsmembran (m_2); St_2 das erhärtende degenerierte Protoplasma über ihr; S der gesunde, D der degenerierte Anteil. Nach MIRANDE.

von dem degenerativ veränderten trennt; die in diesem sich nunmehr abspielenden Veränderungen und Erstarrungsvorgänge (Fig. 113 b, St_2) spielen sich in zentrifugaler Richtung — von dem normalen Plasmateil (unter m_2) fortschreitend — ab.

Zuckerlösungen habe ich dieselbe selten beobachtet, während dagegen in Zuckerkongorot in jeder größeren Kultur von *Zygnema* C. eine Anzahl Protoplasten mit roter Zellhaut umgeben waren“.

1) MIRANDE, a. a. O. 1913.

Eine derartige fraktionierte Wundverheilung kann — allerdings unter weniger sinnfälligen Symptomen wie bei *Caulerpa* — auch bei anderen Zellen eintreten; ich beobachtete solche z. B. bei Loasazeenbrennhaaren. Auch die rhythmische Kappenbildung, die in normal sich entwickelnden Haaren und Bastfasern beobachtet wird, stellt ein Phänomen dar, das mit jenem manche Züge gemeinsam hat.

* *

Wir haben bisher nur vom Ersatz der Membran gesprochen: leider sind wir über den Ersatz der lebenden Zellbestandteile nur mangelhaft unterrichtet. Daß verstümmelte Zellen, deren Wunden durch Membranneubildung verheilt sind, wachsen können, wurde bereits für verschiedenartige Gewächse hervorgehoben; da die Zellen während und nach dem Wachstum, soweit die Schätzung ein Urteil gestattet, normale Plasmaquanten enthalten, ist klar, daß der verstümmelte Plasmaleib eines Restitutionswachstums fähig ist; überdies ist bekannt, daß selbst kleine isolierte Plasmafragmente aus den Zellen von Algen zu selbständigen Individuen heranwachsen können. — Darüber, ob auch Kernfragmente der Pflanzenzellen — ähnlich wie die der Protozoen — zu normalen Kernen heranwachsen können, ob und auf welchem Wege verstümmelte Chromatophoren, etwa die der Konjugaten, durch Wachstum ihre normale Größe gewinnen, ob in ausgewachsenen Assimilationszellen nach Entnahme von Plasma und Chlorophyllkörnern die den Zellen verbliebenen zur Teilung angeregt werden können u. dgl. mehr, ist zurzeit noch nichts bekannt²⁾.

B. Regeneration der Gewebe.

Von einer Regeneration und Restitution der Gewebe (im weitesten Sinne des Wortes) sprechen wir in denjenigen Fällen, in welchen nicht die verletzten Zellen selbst ausgeheilt werden, sondern intakte Zellen aus der Nachbarschaft der verwundeten durch Wachstum, eventuell auch durch Teilung den Ersatz bewirken. Es werden also mindestens zwei Zellen — die geschädigte und die restituierende, in der Mehrzahl der Fälle aber außerordentlich viel mehr Zellen — bei dem ganzen Prozeß im Spiele sein.

Den denkbar einfachsten Fall sehen wir bei Lebermoosen, z. B. *Marchantia*, sich verwirklichen. Schneidet man an jugendlichen Thallusteilen die einzelligen, langen Rhizoiden ab, so bilden sich schon nach wenigen Tagen Ersatzhaare und zwar in der Weise, daß eine der Nachbarzellen an der Trichombasis (vgl. Fig. 114a) zu einem einzelligen Haar auswächst. Das Ersatzhaar wächst durch den Hohlraum des verstümmelten hindurch und am Ende des Stummels ins Substrat hinein. Das Lumen des Ersatzhaares ist oft erheblich enger als das des normalen.

Durchwachsungen der beschriebenen Art wurden für *Marchantia* und *Lunularia* von KNY¹⁾ eingehend beschrieben. Da meine Versuche zeigten, daß sich Ersatzbildungen durch Zurückschneiden der Rhizoiden in beliebiger Anzahl hervorrufen lassen, läßt sich das Auswachsen der

1) Über die Teilung der Chloroplasten in abgetrennten Moosblättern vgl. HEITZ, E., Unters. üb. d. Teilung d. Chloroplasten usw., Straßburg 1922.

2) KNY, Eigentüml. Durchwachsungen an d. Wurzelhaaren zweier Marchantiazeen (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1780, 21, 2).

Parenchymzellen an der Trichombasis in zweifellosen Zusammenhang mit dem Wundreiz bringen. Nach KNYs Mitteilungen zu schließen, scheinen auch andere Faktoren einen ähnlichen Reiz ausüben zu können, wie er mit der Verstümmelung des Rhizoids verbunden zu sein pflegt; wenigstens gibt KNY an, daß Durchwachsungen auch in Rhizoiden mit völlig intakter Membran vorkommen; die sekundären Haare finden dann an der Spitze des primären einen energischen Widerstand gegen weitere Verlängerung, was zu Verbiegungen und Einkrümmungen führen kann. KNY beobachtete ferner, daß in einem sekundären Haar noch ein tertiäres zur Entwicklung kommen kann (Fig. 114 *b*), sowie daß gelegentlich an der Basis des primären Rhizoids zwei Zellen statt einer zu Ersatzhaaren auswachsen können.

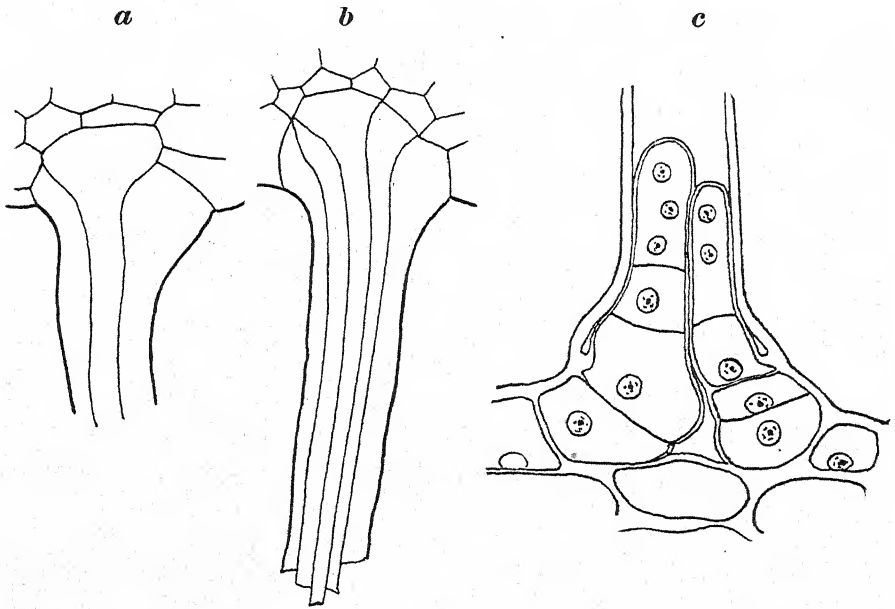


Fig. 114.

Restitution von Rhizoiden und Haaren; *a* durchwachsene Rhizoiden von *Marchantia*; eine an der Trichombasis gelegene Parenchymzelle wächst zu einem Ersatzhaar aus. [Bei *b* zweimalige Durchwachsung; nach KNY. *c* Durchwachsung eines toten Haares von *Pelargonium*; nach HABERLANDT.

Bei manchen vielzelligen Algen, deren Thallus aus einzellreihigen Fäden sich zusammensetzt (z. B. *Trentepohlia*), treten nach Entfernung der wachsenden Spitze ähnliche Regenerationserscheinungen ein: die oberste, intakt gebliebene Zelle setzt das Wachstum des verstümmelten Fadens fort. Auch hier gehen also die restituierenden Wachstumserscheinungen von einer Zelle aus. Vorgänge dieser und ähnlicher Art sind bei Algen keine Seltenheit¹⁾.

Bei den höheren Pflanzen sind Restitutionsvorgänge dieser einfachsten Art selten. Den geschilderten einigermassen vergleichbar sind die von

1) Vgl. DE WILDEMAN, S. la séparation chez quelques algues (Mém. cour. et autres mém. Acad. Belgique 1899, 58); MIEHE, Wachstum, Regeneration u. Polarität isolierter Zellen (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, 23, 217) u. a.

HABERLANDT beobachteten Durchwachsungen der durch Abreiben getöteten Haare des *Pelargonium zonale*: in die leere Zelluloseöhre der toten Haarstummel wachsen die lebenden Nachbarzellen proliferierend hinein; allerdings füllen sie den Hohlraum nicht mit einem den verlorenen Anteilen ähnlichen Inhalt, sondern mit zahlreichen kurzen Parenchymzellen¹⁾. Weiterhin stelle ich in diesen Zusammenhang die von MIEHE²⁾ an *Tradescantia virginica* beobachteten Heilungs- und Regenerationsvorgänge: nach dem Absterben einzelner Epidermiszellen oder kleiner Zellgruppen wird die Wunde durch Wachstum der intakten Nachbarzellen wieder verschlossen; dabei sieht man gelegentlich einzelne Zellen das Lumen der toten Nachbarlemente lückenlos ausfüllen (vgl. Fig. 115).

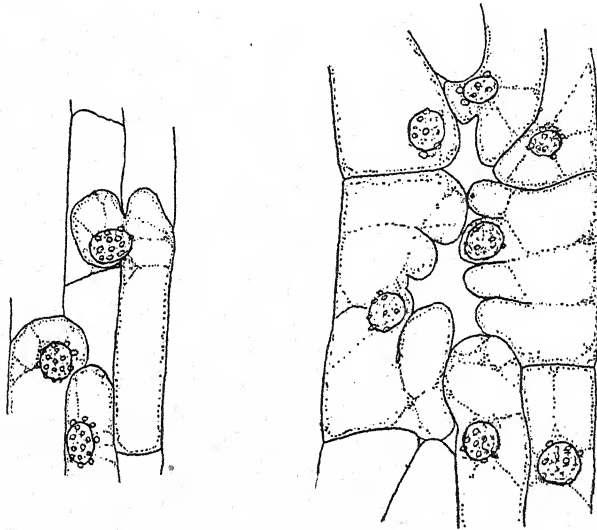


Fig. 115.
Restitution von Epidermiszellen bei *Tradescantia virginica*. Nach MIEHE.

Werden tote Epidermiszellen durch grüne, in die leeren Lumina eindringende Mesophyllzellen erfüllt, so gestattet die Ungleichartigkeit des Materials kaum noch, von Restitution zu sprechen. —

Es wird von dem Umfang der Epidermiswunde abhängen, wie viele Zellen an ihrem Verschuß sich beteiligen. Auch die von abgestorbenen Schließzellen eingenommenen Räume können von wachsenden Nachbarzellen in Anspruch genommen werden³⁾. —

Bei den höheren Pflanzen erfolgen die Geweberestitutionen in der Mehrzahl der Fälle unter Anteilnahme sehr vieler benachbarter Zellen.

Der neugebildete Teil kann nur dann dem zerstörten in Form und Größe und durch seine Lage völlig gleichen, wenn er die Wundfläche in

1) HABERLANDT, Z. Physiol. d. Zellteilung, 6. Mitteil. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, Physik.-math. Kl., 1921, VIII, 221, 230).

2) MIEHE, Üb. Wanderungen d. pflanzl. Zellkernes (Flora 1901, **88**, 105).

3) Vgl. z. B. HABERLANDT, Wundhormone als Erreger v. Zellteilungen (Beitr. z. allg. Bot. 1921, **2**, 1, 36). Analoga aus der normalen Histogenese z. B. bei HILLER, Unters. üb. d. Epidermis d. Blütenblätter (Jahrb. f. wiss. Bot., **15**, Taf. XXIII).

ihrer ganzen Ausdehnung in Anspruch nimmt. In vielen Fällen sind freilich keineswegs alle an der Wundfläche gelegenen Zellen noch wachstums- und regenerationsfähig. Nehmen nur einzelne Abschnitte der Wundfläche am Restitutionsvorgang teil (SIMONS partielle Regeneration), so wird naturgemäß keine völlige Restitution der ehemaligen, durch das Trauma zerstörten Form des betreffenden Pflanzenteils erzielt werden können. Regenerate, die dem entfernten oder zerstörten Anteil in hohem Maße ähnlich sind, können aber auch auf dem Wege der partiellen Regeneration, ja sogar ohne unmittelbare Beteiligung der an der Wundfläche gelegenen Zellschichten in ansehnlichem Abstand von jener entstehen.

Bei völliger Kongruenz der neugebildeten Teile mit den zerstörten, muß die Übereinstimmung zwischen beiden auch eine quantitative, zahlenmäßig ausdrückbare sein, und die Neubildungen dürfen nicht in mehr oder minder weitgehender Multiplikation die zerstörten Teile reproduzieren, wie es beispielsweise an den sproßbildenden Baumstümpfen von *Populus* u. a. auf dem Wege partieller Regeneration in sehr auffälliger Weise geschieht.

Beispiele für Restitution s. str. und völlige Übereinstimmung zwischen dem zerstörten oder abgetragenen und dem neugebildeten Teil sind, wie die nachfolgenden Erörterungen dartun werden, im Pflanzenreich recht selten.

Histogenetisch betrachtet, können alle Neubildungs- und Ersatzvorgänge, gleichviel ob sie zu echter Restitution oder nicht zu solcher führen, auf zwei verschiedene Weisen zustande kommen: entweder durch direkte Neubildung, indem die durch die Wunde bloßgelegten oder die in ihrer nächsten Nähe gelegenen Zellen durch das Trauma zu Teilungen angeregt werden und mit diesen unmittelbar bereits zum Neuaufbau der zerstörten Anteile beitragen, oder durch indirekte Neubildung, bei welcher die Zellteilungen, zu welchen das Trauma anregt, zunächst ein die Neubildung des Fehlenden vermittelnden Kallus entstehen lassen; erst ein Teil des letzteren liefert im Verlaufe der weiteren Entwicklung den Ersatz für das durch ein Trauma Genommene.

Beispiele für direkte und indirekte, d. h. durch Kallus vermittelte Neubildung, für Restitutionen im engeren und weiteren Sinne des Wortes werden im folgenden zu behandeln sein.

Neubildung und Ergänzung der Vegetationspunkte.

Als ein Beispiel für diejenige Form der Restitution, bei welcher die Wundfläche fast in ihrer ganzen Ausdehnung ohne vermittelnde Beteiligung eines Kallus ein Regenerat entstehen läßt, das dem zerstörten in jeder Beziehung gleicht, ist seit vielen Jahren die der Phanerogamen-Wurzelspitze bekannt¹⁾.

Restitution findet statt, wenn man den Wurzeln ein 0,5—0,75 mm langes Stück an der Spitze abschneidet. Die Beteiligung der Gewebe des

1) Vgl. CIESIELSKI, Untersuch. üb. d. Abwärtskrümmung d. Wurzel (COHNs Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1872, **1**, H. 2, 1, 21); PRANTL, Untersuch. üb. d. Regeneration d. Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln (Arb. bot. Inst. Würzburg 1874, **1**, 546); LOPRIORE, Üb. d. Regen. gespalt. Wurzeln (Nova acta Leop.-Carol. Acad. 1896, **66**, 211); SIMON, Untersuch. üb. d. Regen. d. Wurzelspitze (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **40**, 103); NĚMEC, Studien ü. b. d. Regen., Berlin 1905; BUSCALIONI & LOPRIORE, Il pleroma tubuloso, l'endodermide midollare, la frammentazione desmica, et la schizorrhizia nelle radici della *Phoenix dactylifera* (Atti Accad. Gioenia sc. nat. 1910, **3**). Vgl. auch KOTTE, W., Kulturversuche mit isolierten Wurzeln (Beitr. z. allg. Bot. 1922, **2**, 413).

dekapitierten Wurzelstückes an der Restitution ist verschieden: das Dermatogen und die äußersten Rindenschichten nehmen an der Neubildung nicht teil; die Zellen der anderen inneren Gewebelagen wachsen mehr oder minder stark heran und werden zu einer mit Statocyten ausgestatteten provisorischen Wurzelhaube, unter der sich ein bogenförmiges Meristem ausbildet.

An dem gleichen Objekt tritt indirekte, d. h. durch Kallus vermittelte Restitution ein, wenn der Querschnitt ein größeres Stück von der Wurzel abtrennt und durch ihn Gewebeschichten freigelegt werden, deren Restitutionsvermögen mit dem der äußersten Spitze nicht mehr übereinstimmt. Mit steigender Entfernung vom Vegetationspunkt nimmt nämlich, wie namentlich NĚMEC eingehend geschildert hat, zunächst die Regenerationsfähigkeit des Periblems, noch weiter oben auch die des Pleroms ab. In denjenigen Zonen, in welchen wenigstens das letztere noch — auch in seinen mittleren Partien — seine volle Regenerationsfähigkeit besitzt, kommt eine

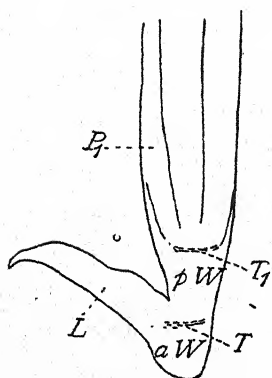


Fig. 116.

Interkalare Restitution der Wurzelspitze bei *Vicia faba*. *L* der durch den Schnitt abgetrennte Seitenlappen, *T* ursprüngliches Transversalmeristem, *aW* alte Wurzelhaube, *pW* provisorische Wurzelhaube, *T₁* neugebildetes Transversalmeristem, *P₁* neu differenzierte Grenze zwischen Plerom und Periblem. Nach NĚMEC.

von Anfang an radiäre Neubildung zustande und darf von direkter Restitution gesprochen werden. Sobald aber „die zentralen Pleromreihen die Fähigkeit verloren haben, sich gleichmäßig mit den Perikambial- und den denselben anliegenden Periblem- und Pleromschichten zu verlängern, entsteht ein ringförmiger meristematischer Kallus, welcher (bei *Vicia faba*) nie zu einer einheitlichen Spitze verschmilzt, sondern einer oder mehreren neuen Spitzen dadurch Ursprung gibt, daß der Ringwall an einer oder mehreren (meist zwei) Stellen kräftiger zu wachsen beginnt¹⁾“; an diesen entwickeln sich neue Wurzelspitzen. — Noch weiter oben geht auch den inneren Rinden- und äußeren Pleromschichten die Regenerationsfähigkeit ab; es tritt keine Restitution mehr ein, sondern Verzweigung der verstümmelten Wurzel.

Im wesentlichen analoge Restitutionsvorgänge spielen sich bei Längsspaltung der Wurzeln ab; in verschiedener Höhe des Längsschnittes werden die restituierenden Leistungen der Gewebe verschieden ausfallen nach Maßgabe ihrer eben erwähnten Fähigkeiten; an der Spitze tritt völlige Restitution des Fehlenden ein, so daß jede Spitzenhälfte zu einer vollkommenen Spitze sich ergänzt.

Viele weitere Modifikationen des Restitutionsprozesses lassen sich durch verschieden gerichtete, verschieden tief reichende und wechselnd kombinierte, in das Gewebe der Wurzel gelegte Schnitte erzielen; auch hierüber hat NĚMEC eingehend Bericht erstattet. Nur eine Modifikation sei hier noch behandelt, nämlich diejenige, welche NĚMEC durch schräg von oben gelegte, hinreichend tief geführte Schnitte (vgl. Fig. 116) erzielen konnte. In diesem Falle erfolgen die Gewebeneubildungen nicht an der Wund-

1) Nach NĚMEC, a. a. O. 1905, 357; vgl. auch SIMON, a. a. O. 1904.

fläche, sondern interkalar mitten im Gewebe des intakten Wurzelteiles. Ein Teil des normalen Gewebes wird aufgegeben und abgestoßen¹⁾.

Verletzte Sproßspitzen sind auf ihr Restitutionsvermögen keineswegs so eingehend erforscht wie die Spitzen der Wurzeln. PETERS²⁾ fand den Sproßscheitel von *Helianthus*-Pflänzchen, REUBER³⁾ den der Pappel (*Populus nigra*) regenerationsfähig.

Neue Untersuchungen lassen keinen Zweifel daran, daß die Vegetationspunkte der Sprosse sich beim Vorgang der Regeneration grundsätzlich anders verhalten als die der Wurzeln: eine Restitution tritt an den Sproßurmeristemen nicht ein, vielmehr wird aus den bei der Verwundung intakt gebliebenen Meristemanteilen neben der Wunde ein neuer Vegetationspunkt gebildet (LINSBAUER, KARZEL⁴⁾). Frühere Angaben über die vermittelnde Tätigkeit eines an der Wundfläche sich regenerierend betätigenden Kallus (PETERS) sind nicht zutreffend. Regenerationsfähig sind unter allen Umständen — gleichviel ob Längs- oder Querschnitten beigebracht werden — nur die äußersten Anteile der Vegetationskegel, die über den letzten Blattprimordien liegen.

Verletzungen von Blättern führen selbst dann, wenn es sich um noch sehr junge Blattanlagen handelt, soweit wir bisher wissen, niemals zu einer Regeneration. Wie sich das Zustandekommen der dichtom gegabelten Blätter erklärt, die BAIL nach Lepidopterenfraß bei *Syringa* beobachtete, bedarf näherer Untersuchung⁵⁾. Blätter, deren Wachstumsweise sich von der des typischen Phanerogamenblattes unterscheidet, lassen gewiß auch hinsichtlich ihrer Regenerationsfähigkeit besondere Züge erkennen. Über die Regeneration gespaltenen Farnwedelspitzen haben FIGDOR und GÖBEL berichtet⁶⁾; auch der Regeneration des Farnprothalliums (GÖBEL a. a. O.) ist hier Erwähnung zu tun. Positive Regenerationsversuche wurden ferner an den mit lange tätigen, basalem Meristem ausgestatteten Blättern einiger Gesneriaceen (*Streptocarpus*, *Monophyllaea*) angestellt⁷⁾.

Wie aus der Stecklingskultur bekannt, sind bei sehr vielen Pflanzen auch ältere Stücke, die weitab von den Urmeristemen der Wurzeln und Sprosse liegen, zur Neubildung von Wurzel- oder Sproßvegetationspunkten

1) Vgl. NĚMEC, a. a. O. 1905, 100 ff.

2) PETERS, Beitr. z. Kenntnis d. Wundheilung bei *Helianthus annuus* L. u. *Polygonum cuspidatum* SIEB. et ZUCC. Diss., Göttingen 1897.

3) REUBER, Exper. u. anat. Untersuch. üb. d. organisatorische Regulation v. *Populus nigra* nebst Verallgemeinerungen f. d. Verhalten and. Pflanzen u. Tiere (Arch. f. Entwicklungsmech. 1912, **34**, 281).

4) LINSBAUER, K., Studien üb. d. Regeneration d. Sproßvegetationspunktes (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1917, **93**, 107), KARZEL, R., Untersuch. üb. d. Regeneration v. Sproßspitzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, **63**, 111). Vgl. auch LINSBAUER, K., Üb. regen. Mißbildungen an Blütenköpfchen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1917, **35**, 620).

5) BAIL, Üb. Pflanzenmißbild. u. ihre Ursachen, vornehmlich üb. mannigfaltige Entwickl. d. Fliederblätter unter d. Einfl. d. Raupen d. Fliedermotte, *Gracilaria syringella* (Ber. d. Westpreuß. bot.-zool. Ver., Danzig 1908, 239).

6) FIGDOR, Üb. Regeneration d. Blattspreite bei *Scolopendrium scolopendrium* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1906, **24**, 4), GÖBEL, Üb. Regen. im Pflanzenreich (Biolog. Zentralbl. 1902, **22**, 503), Experim. Morphol. 1908, 215.

7) GÖBEL, a. a. O. 1921, FISCHINGER, Üb. Bau u. Regeneration des Assimilationsapparates von *Streptocarpus* und *Monophyllaea* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1902, **111**, Abt. I, 278); FIGDOR, Über Restitutionserscheinungen bei Gesneriaceen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **44**, 41).

befähigt. Dieser Prozeß erfolgt in sehr verschiedener Weise: als Regel darf aber gelten, daß aus der Wundfläche sich niemals Vegetationspunkte ohne Vermittlung eines Kallus bilden, daß aber die unter dem Einfluß des Traumas fern von der Wundfläche entstehenden Wurzeln (Bildung von Seitenwurzeln an Hauptwurzeln oder Sprossen) oder Sprosse (Hypokotyle von *Anagallis* u. a.¹⁾, Blattstecklinge von *Torenia*²⁾ u. a.) von der Vermittlung eines Kallus unabhängig sind; Blattstücke von *Begonia* können sowohl in direkter Regeneration aus ihren Epidermiszellen neue Vegetationspunkte entstehen lassen, als auch an der Schnittfläche indirekt, d. h. durch Vermittlung eines Kallus solche reproduzieren³⁾.

Wurzelvegetationspunkte scheinen am Kallus stets endogen zu entstehen, Sproßvegetationspunkte (*Populus* Stecklinge) endogen und exogen. Wie an den Wundflächen operierter Pfropfungen die Vegetationspunkte der künftigen Pfropfbastarde entstehen, hat GRAU⁴⁾ untersucht.

Keine Klasse von Organen ist von der Neubildung von Vegetationspunkten prinzipiell ausgeschlossen; direkte Erzeugung von Sproßvegetationspunkten ist freilich das Vorrecht einer relativ geringen Zahl von Gewächsen. Wurzeln und Sproßstücke sind im allgemeinen zur Bildung eines voluminösen Kallus besser befähigt als zur Bildung von indirekt erzeugten Sproßvegetationspunkten; nicht alle Kalluswülste können Sproßvegetationspunkte liefern; wohl aber liefern verwundete Wurzeln vieler Pflanzen (*Cochlearia armoracia* usw.) in größerem oder geringerem Abstand von der Wundfläche Wurzelknospen und Sprosse. Von den Blättern vieler Pflanzen wissen wir, daß sie sich zu bewurzeln, aber keine Sproßvegetationspunkte zu bilden imstande sind; über die Neubildung von Sprossen berichten zahlreiche morphologische Arbeiten⁵⁾.

Die Wurzeln der Gefäßkryptogamen (Scheitelzellenwachstum) sind nach Dekapitation nicht zur Restitution ihres Vegetationspunktes befähigt⁶⁾.

Die vielzelligen Algen bilden nach Verstümmelung ihres Thallus meist mehrere, oft sogar sehr zahlreiche neue Vegetationspunkte. Diese entstehen bei *Fucus* an der Wundfläche auf dem Wege der indirekten Restitution aus dem von den Markfäden gelieferten Kallus [OLTMANN⁷⁾] oder in mehr oder minder weitem Abstand von der Wundfläche aus der

1) KÜSTER, Beobacht. üb. Regenerationserschein. an Pfl. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, **14**, 316).

2) WINKLER, Üb. regenerative Sproßbildung auf d. Blättern v. *Torenia asiatica* L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, **21**, 96).

3) HANSEN, Vergleich. Untersuch. üb. Adventivbild. bei Pfl. (Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 1881, **12**). HARTSEMA, A. M., Over het ontstaan van sekund. meristeman op de bladeren van *Begonia rep.*, Proefschrift Utrecht 1924.

4) GRAU, E., Unters. üb. d. Regen. d. Vegetationspunkte an abgeschnittenen Sprossen im Hinblick auf d. Bildung d. Pfropfbastarde. Diss. Königsberg 1917.

5) Vgl. außer den bereits genannten Arbeiten z. B. GÖBEL, Einleitung in die experim. Morphol. d. Pfl. 1908; SIMON, Experim. Untersuch. üb. d. Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe v. Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, **45**, 351); REUBER, a. a. O. 1912; BEYERINCK, Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen (Nederl. Kruitk. arch., ser. II, deel **3**, 438); BEUSEKOM, Onderzoekingen en beschouwingen over endogene callus-knoppen aan de bladtoppen van *Gnetum gnemon* L., Utrecht 1907; JENSEN, H., En knop dannelse paa hypokotylen hos *Jatropha curcas* (Festschr. f. WARMING 1911, 123) u. a.

6) Vgl. NÉMEC, a. a. O. 1905 und die von ihm zitierte Literatur.

7) OLTMANN, Beitr. z. Kenntnis d. Fukazeen (Bibl. bot. 1889, **14**). Morph. u. Biol. d. Algen, 3. Aufl., 1923, **3**, 82.

normalen Oberfläche des Thallus auf direktem Wege, z. B. bei *Dictyota* [KÜSTER¹⁾].

Aus der Reihe der Pilze sei *Xylaria hypoxylon* genannt, dessen Stromata nach Entfernung der (noch wachstumsfähigen) Spitze eine neue ausbilden [FREEMAN²⁾].

Ein höchst eigenartiger Modus, sich zu Meristemen zu formen, ist für die an Samenknospen entstehenden Wundgewebe festgestellt worden. Verletzte Samenknospen von *Oenothera Lamarckiana* lassen, wie HABER-

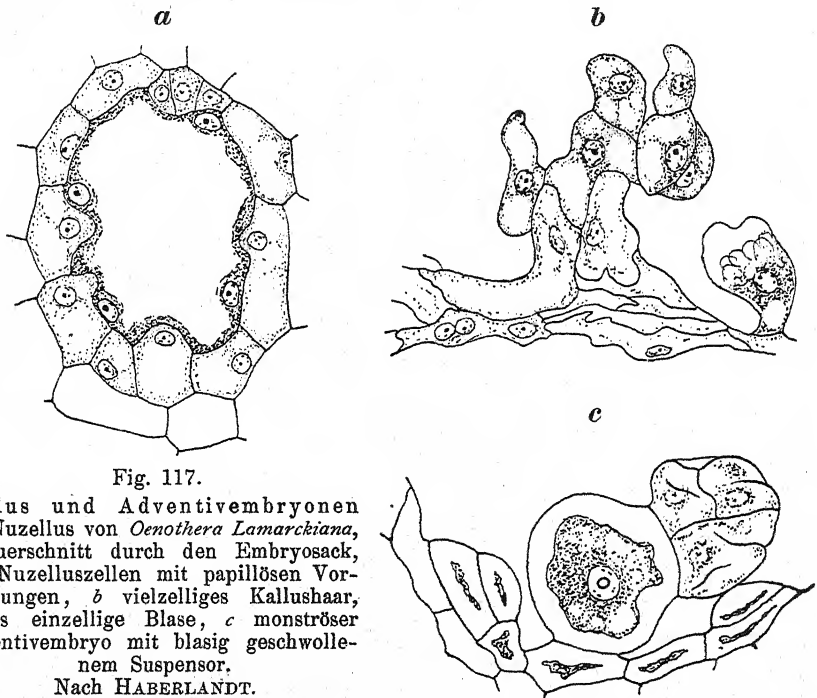


Fig. 117.

Kallus und Adventivembryonen im Nuzellus von *Oenothera Lamarckiana*, *a* Querschnitt durch den Embryosack, die Nuzelluszellen mit papillösen Vorstülpungen, *b* vielzelliges Kallushaar, rechts einzellige Blase, *c* monströser Adventivembryo mit blasig geschwollenem Suspensor.

Nach HABERLANDT.

LANDT gezeigt hat, einzelne Nuzelluszellen thyllen- oder kallusblasenartig in den Embryosack hineinwachsen; es entstehen Kallushaare, die den oben beschriebenen (p. 95, Fig. 61) ähnlich sind, ja sogar typische gestielte Embryonen³⁾ (Adventivembryonen — vgl. Fig. 117).

Restitution von Geweben und Gewebegruppen.

Bei den bisher behandelten Fällen wurde die Bildung aller dem verletzten Organ zukommenden Gewebeformen durch neu entstandene oder

1) KÜSTER, Üb. Vernarbungs- u. Prolifikationserschein. bei Meeresalgen (Flora 1899, **86**, 143).

2) FREEMAN, Untersuch. üb. d. Stromabildung d. *Xylaria hypoxylon* in künstl. Kulturen (Ann. mycol. 1919, **8**, 192).

3) HABERLANDT, Üb. experim. Erzeugung v. Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1921, XL, 695), Die Vorstufen und Ursachen d. Adventivembryonen (ibid. 1922, XXV, 376), Üb. Zellteilungshormone u. ihre Beziehungen z. Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenese u. Adventivembryonie (Biolog. Zentralbl. 1922, **42**, 145).

ergänzte Urmeristeme bewirkt und vermittelt; das durch Verwundung genommene oder zerstörte Gewebematerial kann aber auch ohne diese Vermittlung neugebildet werden, indem statt der Urmeristeme meristematische Gewebe anderer Art — Kallusgewebe — entstehen, deren Schichten zu Geweben der verschiedensten Art sich heranbilden — oder indem durch unmittelbare Umdifferenzierung des vorhandenen Gewebematerials das Fehlende neu geschaffen wird.

Fig. 118 zeigt den Längsschnitt durch einen Kallus von *Populus nigra*; in der oben beschriebenen Weise hat sich in ihm ein wundholzlieferndes und rindeproduzierendes Kambium gebildet; in den äußeren Lagen des Kallus liegen Gruppen mechanischer Zellen; an seiner Oberfläche schließlich findet sich ein epidermisähnliches Hautgewebe oder eine

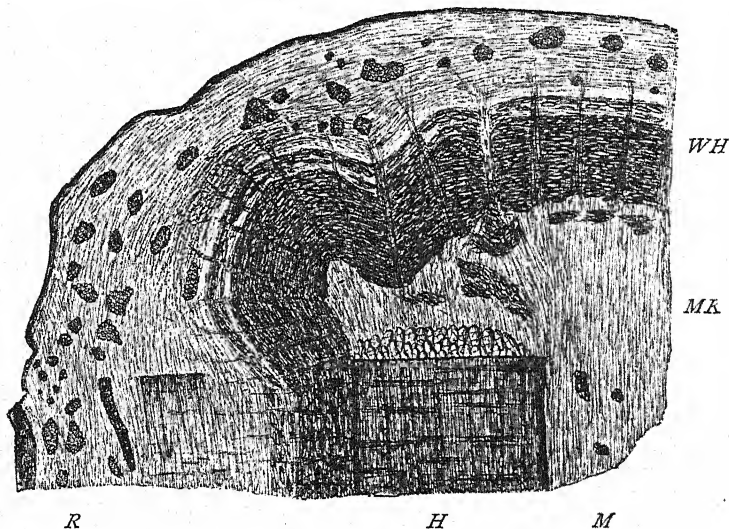


Fig. 118.

Regeneration der Gewebe. Längsschnitt durch einen basalen Kallus von *Populus nigra*, 4 Wochen ständig bei 65—70 % Luftfeuchtigkeit kultiviert. *R* Rinde, *H* Holz, *WH* Wundholz, *MK* Markkallus, *M* Mark. Nach SIMON.

Korkschicht. Durch die Qualität und die Anordnung dieser verschiedenen Gewebeformen gewinnt der Kallus große Ähnlichkeit mit den normalen Achsen, deren Bestandteile der Kallus hier mehr oder minder vollkommen restituiert hat.

Außerordentlich vollkommen fällt die Geweberestitution bei den Knollen des Kohlrabi aus; an den Wunden entsteht unter reger Beteiligung sehr zahlreicher Zellschichten ein mächtiges Gewebe, das in sich alle Elemente der normalen Knolle zu entwickeln vermag: Leitbündel, alle Bestandteile der Rinde, wie chlorophyllreiches Parenchym, Steinzellen, Kollenchym, Bastfasern, schließlich auch Epidermis [VÖCHTING¹⁾].

Aus farblosem Grundgewebeparenchym können hier wie bei vielen anderen Objekten chlorophyllreiche Schichten gebildet werden. Bei reifen-

1) VÖCHTING, Untersuch. z. experim. Anat. u. Path. d. Pflanzenkörpers 1908, 77 u. f.; s. auch VOGES, a. a. O. 1913.

den Kürbisfrüchten bilden sich nach Zerstörung der kräftig grünen äußersten Rindenschichten unter dem Wundkork einige relativ chlorophyllreiche Zellenlagen aus, die sich am Rande der Wunde an das entsprechende normale Gewebe anschließen und zu einer Wiederherstellung des normalen Strukturbildes führen, wenn auch die neuen chloroplastenführenden Lagen an Mächtigkeit und an Tiefe des Farbtones hinter den normalen zurückbleiben.

Ein ganz ähnlicher Vorgang der Rindenregeneration wurde schon vorher bei Besprechung der „Lithiasis“ (Fig. 101) geschildert.

Aus dem Bericht VÖCHTINGS über der Regeneration an Kohlrabi-achsen interessiert namentlich noch die Schilderung der Epidermisrestitution. Von dem Phellogen, das an der Oberfläche des Wundgewebes entstanden ist, werden „zu einem bestimmten Zeitpunkt statt der Korkzellen Epidermiselemente gebildet; statt der Korklamellen treten Kutikula und Kutikularschichten auf, und es erlischt die tangentielle Korkteilung. In der jungen Kutikula sind anfangs noch Unterbrechungen vorhanden, die aber bald ausgefüllt werden. Der Zusammenhang, der ursprünglich zwischen den jüngsten Korkzellen und der jungen Epidermis vorhanden ist, wird allmählich gelockert, an jenen reißen die radialen Wände, und es heben sich damit die braunen Korkplatten von der Haut ab“¹⁾.

Ähnliche Regeneration der Epidermis beobachtete ich unter dem Kork, mit dem sich breite Hagelwunden der Äpfel bekleiden. LOPRIORE²⁾ sah an gespaltenen Wurzeln normale, mit Wurzelhaaren versehene Epidermis sich bilden (vgl. Fig. 121).

In anderen Fällen geht die Restitution der Gewebe ohne vorherige Kallusbildung oder unter Vermittlung sehr weniger Zellteilungen vor sich; das gilt vor allem für die Restitution derjenigen Organe, deren Gewebe nach Verwundung sich nur zu geringer Zellproliferation befähigt zeigen, wie die Blätter vieler Pflanzen.

Ersatz der Epidermis durch Bildung von Kutikularepithel im Sinne DAMMS³⁾ tritt normalerweise an den Achsen vieler Pflanzen während ihres Dickenwachstums auf. Die Mistel, das klassische Objekt für das Studium des Kutikularepithels, bildet solches auch nach Verwundung⁴⁾. Organe, die bei normaler Entwicklung kein Kutikularepithel entwickeln, sogar Laubblätter, können durch Verwundung zu solchem angeregt werden; Fig. 119 zeigt Wundränder von den Blättern der Stecheiche (*Ilex aquifolium*); an den Wunden, die Insekten den Blattspreiten beigebracht haben, bildet sich zuweilen typisches Kutikular epithel, das allerdings nicht immer die Wunden in ihrer ganzen Ausdehnung überzieht, sondern oft nur stellenweise sich entwickelt und mit Wundkork abwechseln kann. Die Produkte dieser Neubildung, die im Gegensatz zu der vorhin geschilderten endogenen Art der Epidermisregeneration exogen erfolgt, sind allerdings der normalen Epidermis nicht völlig gleich; in der unregelmäßigen Bildung und der Lagerung der Zellen zueinander erinnern sie an das Hautgewebe mancher Kalluswülste.

1) Vgl. besonders KNY, Üb. künstl. Verdoppelung d. Leitbündelkreises im Stamme d. Dikotylen (Sitzungsber. Naturf. Fr. Berlin 1877, 189); LOPRIORE, a. a. O. und vorläufige Mitteilung über die Regeneration gespaltenen Stammspitzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1895, **13**, 410).

2) LOPRIORE, a. a. O. 1896 (vgl. auch Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 76).

3) DAMM, Üb. d. Bau, die Entwicklungsgesch. u. d. mechan. Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei d. Dikotylen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1901, **11**, 219).

4) TUBEUF, Monographie d. Mistel, 1923, 657.

Kutikularepithel beobachteten BUSCALIONI und MUSCATELLO an Blättern von *Acacia cultriformis* und *Eucalyptus globulus* nach Entfernung ihrer Wachsschicht¹⁾.

Bei *Laburnum Adami* geht die Epidermis der Blätter, wie BUDER beschrieben hat, oft streckenweise zugrunde; das Mesophyll der Blätter restituiert den Gewebeverband und liefert eine mit Trichomen und Spaltöffnungen ausgestattete Epidermis. Da *Lab. Adami*, eine Periklinalchimäre, aus einer Hautlage von *Cytisus purpureus* und einer Gewebefüllung von *Laburnum vulgare* besteht, hat die regenerierte Epidermis anderen Charakter als die verloren gegangene²⁾.

An Blättern von *Ficus elastica* sah ich nach Bepinselung mit Paraffinum liquidum (s. o. p. 51) hier und da nekrotische Stellen sich bilden und unter und neben ihnen kurze Strecken weit sich Kutikularepithel bilden.

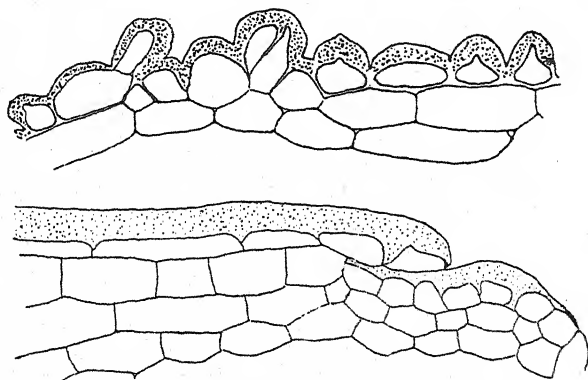


Fig. 119.

Ersatz der Epidermis durch Kutikularepithel. Verwundete Blätter von *Ilex aquifolium*.

Diesen und ähnlichen Bildungen verwandt ist die aus Zellen des Grundgewebes thylloider Atemhöhleninfarkte sich bildende Kutikula (s. o. p. 111, Fig. 73).

Gar nicht selten scheint der Fall zu sein, daß auch die zweit- und drittoberste Schicht eines bloßgelegten Gewebes an der Kutikulabildung teilnimmt — wenigstens in der Weise, daß zwischen drei oder vier benachbarten Grundgewebszellen kleine Zwickel von Kutikularsubstanz nachweisbar werden³⁾.

Sehr jugendliche Blätter von *Lysimachia vulgaris* können nach Verwundung echte Epidermis neu bilden, die in ihrem Besitz an Haaren mit der normalen übereinstimmt⁴⁾. Derartig vollkommene Regeneration der Blattepidermis tritt nach Operation älterer Blätter offenbar nur selten auf; im allgemeinen entsteht nur ein hypoderm- oder kollenchymähnliches Gewebe, das mit der Epidermis in dem lückenlosen Zellenverband, dem

1) BUSCALIONI & MUSCATELLO, Contrib. allo studio delle lesioni fogliari (Malpighia 1911, 24, 27).

2) BUDER, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 1911, 5, 209).

3) Abbildung bei LINSEAUER, a. a. O. 1917, Tab. VI, Fig. 30 a.

4) MASSART, a. a. O. 1898, 55.

Mangel an Chlorophyll und dem Besitz einer Kutikula übereinstimmt, durch die ungleichmäßige Ausbildung und Lagerung der Zellen, durch den Mangel an Spaltöffnungen und Haaren sich von ihr unterscheidet¹⁾. Bei Blättern von *Citrus vulgaris* löst sich hier und da die oberseitige Epidermis streifenweise ab — vielleicht infolge des Druckes, den die jugendlichen Blätter in der festen Packung lange ruhender Knospen ertragen; aus dem Mesophyll bildet sich eine mit kräftiger Kutikula ausgestattete Ersatzepidermis, deren Zellen allerdings oftmals unregelmäßig gelagert sind, so daß hier und da einige über das Niveau vorragen —, wie es auch für die oberflächlichste Lage von Kallusgeweben (s. o. p 94) bekannt ist.

Ähnliche unvollkommene Epidermisregenerationen scheinen auch KASSNER mehrfach vorgelegen zu haben, der andererseits in einzelnen Fällen Haare und Stomata auf den Regeneraten nachweisen konnte²⁾.

Werden Luftwurzeln von *Remantthera* oberflächlich verwundet und Velamen nebst Exodermis zerstört, so tritt eine Restitution der letzteren ein, indem die bloßgelegten Zellen des Parenchyms sich in radialer Richtung strecken und dieselben hufeisenförmigen Membranverdickungen ausbilden, die für die Zellen der Exodermis charakteristisch sind³⁾. Ebenso produzieren verwundete Luftwurzeln von *Aerides* an der durch die Spitzen gelegten Längsschnittwunde mehrere Lagen verholzter Velamenzellen, die durch starke radiale Streckung aus den Zellen des Grundgewebes hervorgehen.

Bei *Hamamelis virginiana* sah SHOEMAKER nach lokaler Zerstörung der Faserschicht in den Antheren die über der Verluststelle liegenden Epidermiszellen sich tangential teilen und die inneren Anteile zu neuen Faserzellen sich ausbilden⁴⁾. —

Wird durch Verwundung die Kontinuität der ein Blatt versorgenden Leitbündel unterbrochen, so wird diese, wie man an Dikotylen der verschiedensten Verwandtschaftskreise zeigen kann, durch die Ausbildung von Anastomosen, welche die Wunde umgehen und diesseits und jenseits der Wunde Anschluß an die normalen Leitbündel finden, wieder hergestellt. Die Entstehung der trachealen Elemente, welche die Verbindungsbrücken aufbauen, ist eine verschiedene: entweder können Zellen des Dauergewebes — des Markes, des Blattmesophylls u. a. (Fig. 120 tr. d) — unmittelbar zu Tracheiden werden (direkte Restitution), oder die Restitution wird durch Zellteilungen vermittelt und vorbereitet (tr. z). Beide Modifikationen der Entwicklung können sich (z. B. bei Blättern von *Impatiens*, Fig. 120) nebeneinander finden und mit der Bildung echter Gefäße, die sich von neugebildeten Prokambialsträngen ableiten, kombinieren. Farn- und Monokotylenblätter sind nach FREUNDLICH zu der beschriebenen Ausheilung

1) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 19; PEGLION, Contrib. allo studio della perforazione della vite e di altre piante legnose, Ferrara 1908 (vgl. HOLLRUNGS Jahresber. 1908, 11, 106).

2) KASSNER, Untersuch. üb. Regeneration d. Epidermis. Diss., Berlin 1910 (s. auch Zeitschr. f. Pflanzenkrankh.). Über die Verheilung der durch Abschleifen der Epidermis erzeugten Wunden vgl. JAHRMANN, Üb. Heilung v. Epidermiswunden (Zentralbl. f. Bakteriöl., Abt. II, 1913, 37, 564). Über Regeneration der Epidermis an Sproßvegetationspunkten siehe R. LINSBAUER, a. a. O. 1917.

3) KÜSTER, Üb. Vernarbungs- u. Prolifikationserschein. usw. (Flora 1899, 36, 143, 145).

4) SHOEMAKER, On the development of *Hamamelis virginiana* (Bot. Gaz. 1911, 29, 248).

der Leitbündel nicht befähigt — auch dann nicht, wenn sie netzförmige Nervatur besitzen¹⁾.

Durch mehr oder minder zahlreiche Zellteilungen müssen die Vorgänge der Leitbündelrestitution in denjenigen Fällen vorbereitet werden, in welchen völlig getrennte Gewebe- oder Organstücke durch neue Leitbündel miteinander zu verbinden sind, d. h. bei der Transplantation. Hier vermittelt ein Kallus die Neubildung, in dessen Parenchym die Tracheiden in der oben beschriebenen (p. 92) Weise entstehen²⁾.

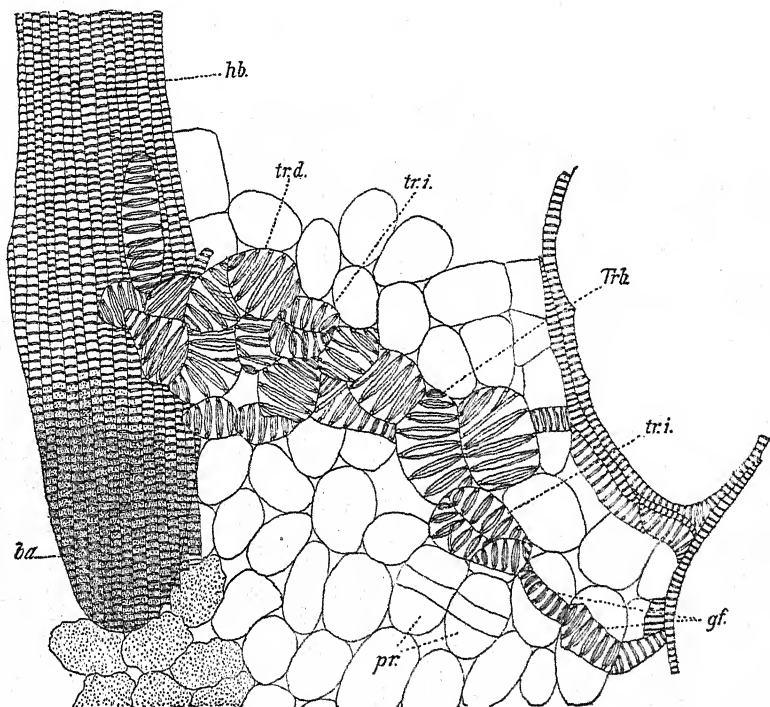


Fig. 120.

Restitution der Leitbündel in einer Blattspreite (*Impatiens*); 10 Tage nach der Operation. *Trb* Tracheidenbrücke, *hb* Hauptleitbündel, *ba* sein basaler Stumpf, *tr.d.* direkt entstandene, *tr.i.* indirekt entstandene Tracheiden, *gf* Gefäße, *pr* Prokambiumbildungen. 500:1. Nach FREUNDLICH.

Längs gespaltene Wurzeln und Sprosse ergänzen in jeder Hälfte ihr Strangsystem zu einem kompletten Zentralzylinder. Bei den Monokotyledonen erfolgt die Regeneration gespaltenen Wurzeln in der Weise, daß Phloëm und Xylem meist gleichzeitig mit der Epidermis ergänzt werden. Bei den Dikotyledonen wird erst die Endodermis regeneriert, später Xylem und Phloëm (vgl. auch Fig. 121). MAGNUS beschreibt die

1) SIMON, *Experim. Untersuch. üb. d. Entstehung v. Gefäßverbindungen* (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, **26**, 364); FREUNDLICH, H. F., *Entwickl. u. Regeneration v. Gefäßbündeln in Blattgebilden* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, **46**, 137).

2) Vgl. namentlich VÖCHTING, *Üb. Transplantation am Pflanzenkörper*. Tübingen 1892. Näheres im „Allgemeinen Teil“ (Verwachsung).

Restitution einer längsgespaltenen *Daucus*-Wurzel¹⁾. Ebenso vollkommen geht die Restitution gespaltenen Achsen vor sich; KNY sah nach Spaltung der Triebe von *Salix*, *Aristolochia*, *Lonicera*, *Sambucus* u. v. a. aus Mark, Kambium und Rinde ein Wundgewebe entstehen, in welchem sich ein neues Kambium bildete; dieses fand beiderseits den Anschluß an das der normalen Leitbündel und produzierte wie dieses nach innen Xylem-, nach außen Phloëmelemente. Die Fähigkeit zur Ergänzung des zerstörten Zentralzylinders ist offenbar weit oder allgemein verbreitet²⁾.

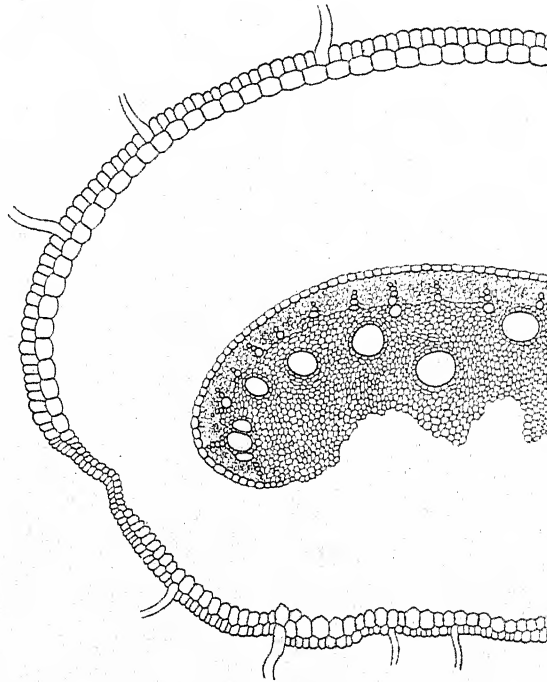


Fig. 121.

Restitution der Gewebe. Hälfte des Querschnittes durch eine gespaltene und regenerierte Wurzel von *Zea mays*. Die Zellen der Epidermis und Endodermis sind an der regenerierten Seite (in der Fig. unten) erheblich kleiner als an der ursprünglichen Oberfläche. Nach LOPRIORE.

Regeneration der Zentralzylinder findet nicht nur bei Halbierungen, sondern auch bei Längsteilungen jeder anderen Art statt; auch bei einer Trennung der Rinde vom Holz erweist sich die erstere als befähigt zur Neubildung von Zentralzylindern. Fig. 122 zeigt den Querschnitt durch einen

1) MAGNUS, P. Üb. Regeneration der Schälwunde einer Wurzel (Sitzungsber. Botan. Ver. Prov. Brandenburg 1879, **21**, 34). Vgl. auch DANIEL, L., Nouv. rech. s. le sectionnement et la régénération chez les plantes (Rev. gén. de bot. 1917, **29**, 65; Verhalten halbiertter *Daucus*-Wurzeln).

2) Einige weitere Beiträge zur Frage der Geweberegeneration bei KARZEL, a. a. O. 1924. — Den Ausdruck für Wachstums- und Differenzierungsvorgänge, welche mit den hier erwähnten Regenerationen längsgespaltenen Sproßspitzen vergleichbar sind, haben wir in der Förderung der Blüten zu sehen, die LINSBAUER (a. a. O. 1917, 126) an den Wundrändern gespaltenen Infloreszenzen von *Helianthus* beobachtete.

Stengel von *Hieracium umbellatum*; durch eine Längswunde ist der Holzkörper bloßgelegt und zum Absterben gebracht worden, die Rinde ist stark in die Dicke gewachsen und hat an zahlreichen Stellen Nester von Wundholz entstehen lassen. Auf diese Weise bekommt der lebende Anteil der Achse einen polystelären Bau; die ihn durchziehenden Leitbündelzylinder haben, wie die Figur zeigt, die verschiedenartigsten Querschnittsformen, die man bei Untersuchung von Serienschnitten von einem Schnitt zum anderen sich verändern sieht.

Ganz ähnliche Massenerzeugung von Wundholzkernen und längsverlaufenden Strängen tritt bei Gallen ein, wenn durch die Infektion irgend-

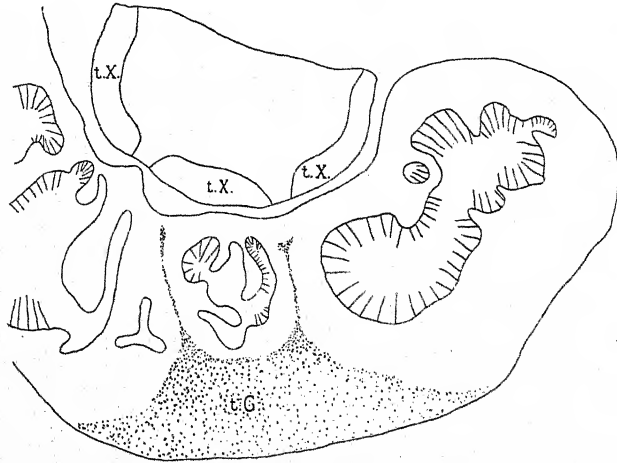


Fig. 122.

Neubildung von Zentralzylindern. Querschnitt durch einen längsverwundeten Stengel von *Hieracium umbellatum*; M Mark, t. X. totes Xylem, t. G. totes Rindengewebe. In den neugebildeten Xylemkörpern sind radiale Linien überall da eingetragen, wo deutliche Radialreihung der Xylemanteile zu erkennen war.

welche Anteile der Achsen zerstört oder die Gewebsmassen der normalen Leitbündel durch starke Wucherung der Markstrahlen u. a. zerklüftet worden sind (*Lasioptera rubi* auf *Rubus*¹⁾ u. a. m.).

Je weiter die Tätigkeit der um die Wundholzkern entwickelten Kambien fortschreitet, um so ähnlicher werden die neuen Zentralzylinder in ihrer histologischen Zusammensetzung den normalen. Auffallend breit pflegen die Markstrahlen zu bleiben, die zuweilen den Holzkörper sternartig zerklüften²⁾.

1) Über die Gallen von *Gypsonoma aceriana* (auf *Populus alba*) vgl. HOUARD, Rech. s. les galls de tiges: pleurocécidies (Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1903, **38**, 140, 363).

2) TISCHLER berichtet über ähnliche Regenerationsvorgänge an Weidenstämmen (Üb. d. Bildung v. verjüngten Stämmchen bei alternden Weiden, Flora 1902, **90**, 273); Zerklüftungserscheinungen bei Wurzeln erwähnen BUSCALIONI & MUSCATELLO, Sulle radici adventizie nell' interno del fusto di *Rhus viminalis* (Malpighia 1909, **23**, 447). — Relativ einfache, im Prinzip den geschilderten durchaus analoge Zerklüftungs- und Regenerationserscheinungen sind für einen fossilen Schachtelhalm beschrieben worden; vgl. STOPES, A note on wounded calamites (Ann. of bot. 1907, **21**, 277).

Geweberestitutionen, die durch zahlreiche Teilungen in den bloßgelegten Zellen eingeleitet werden, finden bei Thallophyten, soweit sie eine Differenzierung zwischen Mark- und Rindengewebe erkennen lassen, vielfach in sehr vollkommener Weise statt.

Bei den von BREFELD untersuchten Sklerotien des *Coprinus stercorearius* besteht die Rinde aus sechs bis acht Schichten mit schwarzen kutikularisierten Wänden. Wird sie entfernt, so regenerieren die Zellen des Markes eine neue Rindenschicht. „Einige Teilungen in den inneren Partien sowie die engste Verbindung der geteilten Zellen zu dem kleinen Gewebe der Rinde und eine Ausdehnung der äußeren Zelllagen zu den großen Zellen der Rinde sind die Vorgänge, die notwendig stattfinden müssen, um aus dem Marke die Rinde zu bilden“¹⁾. Das Experiment läßt sich an den Sklerotien so lange wiederholen, als noch Marksubstanz in ihnen vorhanden ist.

Boletus edulis restituiert die Hymeniumteile, die ihm durch Schneckenfraß verloren gegangen sind (MASSART s. u.); die Stromata von *Xylaria hypoxylon* regenerieren ihre Rindenschicht²⁾.

Ähnlich verhalten sich viele Algen, besonders Florideen, soweit sie Gewebekörper mit unterschiedlichem Mark- und Rindengewebe darstellen. Bei Verstümmelung und an Rißwunden oder nach Abtragen der Rinde wird von den großen farblosen oder wenig gefärbten Zellen des Markes kleinzellige chromatophorenreiche Rinde regeneriert. Ähnlich verhalten sich nach MASSART³⁾ auch manche Braunalgen (*Laminaria*, *Pelvetia*): auch bei ihnen entsteht aus den bloßgelegten inneren Schichten ein kleinzelliges Vernarbungsgewebe, das dem normalen Rindengewebe ähnlich ist.

1) BREFELD, Botan. Unters. üb. Schimmelpilze 1877, 3, 25.

2) FREEMAN, a. a. O. 1910, 205.

3) MASSART, La cicatrisation chez les vég. (Mém. cour. et autres mém. Acad. Sc. Belgique 1898, 57); OITMANNs, a. a. O. 1889; KÜSTER, a. a. O. 1899 und TOBLER, Von Mytiliden bewohnte *Ascophyllum*-Blasen (Heteroplasie und passives Wachstum) (Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, 46, 568).

5. Gallen.

Gallen oder Zezidien¹⁾ sind durch fremde, tierische oder pflanzliche Organismen veranlaßte Formanomalien. THOMAS definiert als Galle „jede durch einen Parasiten veranlaßte Bildungsabweichung der Pflanze“ und fügt hinzu: „Das Wort Bildung ist in dieser Erklärung zugleich im Sinne des Prozesses (also aktiv), nicht nur seines Resultates zu nehmen. Eine abweichende Form zeigt jedes von einer Raupe angefressene oder minierte Blatt. Solche Veränderungen wird niemand den Zezidien beigesellen. Zur Natur der letzteren gehört die aktive Teilnahme der Pflanze, die Reaktion derselben gegen den erfahrenen Reiz“²⁾. Ich habe schon bei früheren Gelegenheiten³⁾ betont, daß die von THOMAS gegebene Definition einer Ergänzung bedarf, und habe empfohlen, die biologischen Beziehungen, welche zwischen der gallenträgenden Pflanze und den gallenerzeugenden fremden Organismen bestehen, bei Formulierung der Definition mehr zu berücksichtigen. Offenbar gibt es eine Reihe von Bildungsabweichungen, welche durch die von fremden Organismen ausgehenden Reize verursacht werden, und bei welchen abnorme Gewebe entstehen, ohne daß wir sie als Gallen bezeichnen dürften. Ein solcher Fall liegt vor, wenn etwa ein Miniergang sich mit Kallusgewebe füllt (Beispiele oben p. 82). Daß solche Fälle keine Gallenbildung vorstellen, wird niemand bestreiten: das abnorme Gewebe läßt — außer den ätiologischen — keine Beziehungen zu den fremden Organismen erkennen. Zum Wesen einer Galle gehört es, daß die abnormen Teile der angegriffenen Pflanzen ein symbiotisches Verhältnis zwischen diesen und den gallenerzeugen-

1) Das Wort (abzuleiten von *κηκίς*) hat THOMAS eingeführt (Z. Kenntn. der Milbengallen u. Gallmilben usw. Zeitschr. f. ges. Naturw. 1873, **42**, 513); vgl. auch die kritischen philologischen Bemerkungen von TROTTER, Studi cecidologici II (Nuovo giorn. bot. ital. 1901, N. S. **8**, 557). — Eine zusammenfassende Darstellung aller Fragen der allgemeinen Gallenkunde oder Zezidologie bei KÜSTER, Die Gallen der Pflanzen 1911; ferner Üb. d. Gallen d. Pfl.; neue Resultate u. Streitfragen der allgem. Zezidologie (ABDERHALDENS Fortschr. d. naturwiss. Forschung 1913, **8**, 115). Vgl. weiterhin die (auch Fragen der Anatomie berücksichtigenden) zusammenfassenden Darstellungen von COSENS, A., A contrib. to the morph. a. biol. of insect galls (Transact. Canadian Instit. 1912, **9**, 293); TROTTER, A., Intorno all' evol. morfol. delle galle (Marcellia 1920, **19**, 120); COOK, M. T., The origin and struct. of plant galls (Science 1923, **57**, 6).

2) THOMAS, a. a. O. 1873, 513, 514.

3) KÜSTER, Üb. einige wichtige Fragen d. pathol. Pflanzenanat. (Biol. Zentralbl. 1900, **20**, 529); 1. Aufl. 1903, 190; vgl. hierzu noch THOMAS, D. Dipterozezidien v. *Vaccinium uliginosum* m. Bemerkungen üb. Blattgrübchen u. üb. terminol. Fragen (Marcellia 1902, **1**, 146); in der Tat dürfte es sich empfehlen, die Frage, ob die durch Parasiten hervorgerufenen Wachstumsanomalien für den Wirt zweckmäßig sind oder nicht, bei Aufstellung einer Definition für den Begriff der Galle aus dem Spiele zu lassen; vgl. auch KÜSTER, a. a. O. 1911, 4, 5.

den Parasiten vermitteln. Diese symbiotischen Beziehungen sind vor allem ernährungsphysiologischer Natur: die abnormen Gewebe liefern die Nahrung für die Parasiten. Dazu kommen insofern noch weitere Beziehungen, als die Wirtspflanze dem Parasiten noch gute Unterkunft sichert. Die Gallen sind somit Bildungsabweichungen der Pflanze, die der Entwicklung der Parasiten Vorschub leisten und insofern „zweckmäßig“ für diese sind¹⁾.

Die Gallen sind hiernach eine biologisch gekennzeichnete Gruppe abnormer Wachstumsreaktionen der Pflanzen; in ihren morphologischen, histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Eigentümlichkeiten sind sie untereinander außerordentlich verschieden.

Die gallenerzeugenden Tiere und Pflanzen²⁾.

Von Tieren wie von Pflanzen können Gallen erzeugt werden: die von Tieren hervorgerufenen nennt man Zoozezidien, die von Pflanzen hervorgerufenen Phytozezidien. Als Zezidozoen werden die gallenerzeugenden Tiere, als Zezidophyten die gallenerzeugenden Pflanzen bezeichnet.

Zezidozoen finden sich nur in zwei Tierklassen³⁾, unter den Würmern und vor allem bei den Arthropoden.

Gallenerzeugende Würmer sind das Rotator *Notommata Werneckii*, das an *Vaucheria*-Schläuchen unregelmäßig gestaltete Gallen hervorruft, und verschiedene Nematoden (*Heterodera radiculicola* an den Wurzeln zahlreicher Wirtspflanzen u. a.).

Die gallenerzeugenden Arthropoden sind Akarinen (Milben) und namentlich Insekten. Unter jenen sind die Eriophyiden (Phytoptidae) oder Gallenmilben die wichtigsten; ihre mannigfaltigen Produkte („Phytoptozezidien“) werden uns noch oft beschäftigen. Die von Insekten erzeugten Gallen („Entomozezidien“) übertreffen alle anderen durch ihre Mannigfaltigkeit und die weitgehende Differenzierung ihrer Gewebe; nirgends treffen wir an Pflanzen pathologische Gebilde, die sich bei strenger Gesetzmäßigkeit in der äußeren Form und der Struktur ihrer Gewebe von den entsprechenden normalen Teilen so weit entfernen wie unter den von Insekten erzeugten Gallen.

Die Neuropteren, Orthopteren und Thysanopteren spielen in unseren Breiten als Gallenerzeuger eine nur untergeordnete Rolle. Sehr viel größer ist die Bedeutung der gallenerzeugenden Rhynchoten (besonders der Psylliden, Aphiden und Kokziden), ferner der Dipteren, Lepidopteren, Hymenopteren und Koleopteren⁴⁾.

Die gallenerzeugenden Pflanzen oder Zezidophyten entstammen fast durchweg den kryptogamischen Reihen.

1) Über die hier wiederholte Definition ist in der neueren Literatur mehrfach debattiert worden; vgl. z. B. ZWEIFELT, FR., Blattausgallen, unter besonderer Berücksichtigung d. Anat. u. Ätiol. (Zentralbl. f. Bakteriologie, Abt. II, 1917, 47, 408, 527); TUBEUF, Monographie d. Mistel 1923, 575 usw.

2) Allgemeines über Gallenerzeuger und Gallenwirte bei KÜSTER, a. a. O. 1911, 28 ff. Spezielles namentlich bei HOUARD, C., Les zoocécidies des plantes d'Europe et du bassin de la Méditerranée, 3 tms 1908, 1909, 1913, und HOUARD, C., Les zoocécidies des pl. d'Afrique, d'Asie et d'Océanie, 2 tms 1923.

3) Die Angaben über gallenerzeugende Amöben (*Phytamoeba sacchari*) verdienen Nachprüfung (vgl. McWHORTHER, FR. P., The nature of the organism found in the Fizi galls of sugar cane, Philipp. Agric. 1922, 11, 103, vgl. Zentralbl. f. Bakteriologie, Abt. II, 1924, 63, 144).

4) Vgl. HOUARD, a. a. O. 1923 und die zahlreichen Arbeiten von DOCTERS VAN LEEUVEN (zitiert bei HOUARD).

Unter den Myxomyzeten ist *Plasmodiophora brassicae*, der Erreger der Kohlhernie, der bekannteste Vertreter: von den Bakterien sind diejenigen, welche die Wurzelknöllchen der Leguminosen erzeugen, am häufigsten untersucht worden; neuerdings sind die auf Rubiaceen, Myrsineen u. a. auftretenden Bakterienblattnoten wiederholt und eingehend studiert worden. Zyanophyzeen (*Anabaena cycadeorum*), welche in Zykadeenwurzeln leben, lassen diese zu koralloid verzweigten, aufwärts wachsenden Gebilden werden. Gallenerzeugende Algen sind vor allem auf Meeresalgen gefunden worden. Die weitaus wichtigsten Vertreter der Zezidophyten finden sich unter den Pilzen, namentlich den Phykomyzeten, Uredineen und Ustilagineen; auf die von ihnen oder anderen Pilzen erzeugten „Mykozezidien“ wird oft zurückzukommen sein. —

Unter den Phanerogamen kommen vor allem die Loranthazeen als Zezidophyten in Betracht: *Viscum album* läßt an den Wirten spindelförmige Verdickungen entstehen, *Phoradendron*-Arten u. a. erzeugen die strahligen „Holzrosen“, Veränderungen bescheidener Art ruft *Cuscuta* an manchen Wirtspflanzen hervor¹⁾.

Die gallentragenden Pflanzen.

Aus allen Abteilungen des Pflanzenreichs sind Gallenwirte oder gallentragende Pflanzen bekannt. — Allerdings treten die der Tallophyten, Bryophyten und auch Pteridophyten gegenüber den an Phanerogamen erzeugten Gallen an Zahl wie an Mannigfaltigkeit sehr zurück. An Algen sind einige unscheinbare Gallen beobachtet worden, auch für Pilze und Flechten sind nur sehr wenige Gallenbildungen bekannt. Bei den Laubmoosen sind Älchen (*Tylenchus*)-gallen weit verbreitet. Die Gallen der Pteridophyten sind nicht gerade zahlreich, zeigen aber untereinander eine ähnliche Mannigfaltigkeit wie die der Phanerogamen. Unter den Gymnospermen spielen als Gallenwirte die Koniferen die Hauptrolle, an welchen viele Uredineen, Milben, ferner Aphiden, Dipteren, Lepidopteren und andere Insekten als Zezidozoen gefunden werden.

Die weitaus gallenreichsten Wirte finden wir unter den Angiospermen; sie sind gleichzeitig Träger der mannigfaltigsten und kompliziertesten Zezidien. In allen Florengebieten, in welchen *Quercus*-Arten auftreten, sind die Kupuliferen die gallenreichste Familie. Weiterhin sind in Europa die Kompositen, Salikazeen, Rosazeen, Leguminosen, Kruziferen, Labiaten, Umbelliferen, Rubiaceen und Skrophulariazeen durch besonderen Reichtum an Gallen ausgezeichnet; nach HOUARDS²⁾ Verzeichnis der Gallen Asiens, Afrikas und Ozeaniens sind in diesen Kontinenten die Kasuarinazeen, Morazeen, Chenopodiazeen, Laurazeen, Anakardiazeen, Sapindazeen, Verbenazeen, Rubiaceen, namentlich die Euphorbiazeen und Myrtazeen die wichtigsten Gallenträger.

Organoide und histioide Gallen.

Der Unterschied, der zwischen den durch Parasiten irgendwelcher Art erzeugten Verzweigungsanomalien, Hexenbesen, Wirtzöpfen, abnormen Blatthäufungen an den Triebspitzen, Blütenfüllungen, Vergrünungen, Durch-

1) GERTZ, O., Üb. einige durch schmarotzende *Cuscuta* hervorgeruf. Gewebeveränderungen bei Wirtspfl. (Ber. d. D. bot. Ges. 1918, **36**, 62).

2) Vgl. HOUARDS genannte Gallenkataloge.

wachsungen einerseits, — den spindel- und kugelähnlichen Schwellungen der Wurzeln, Achsen und Blätter, den apfelartig ihnen anhaftenden Gewebewucherungen andererseits besteht, liegt offenbar darin, daß die Gallen der ersten Kategorie aus deutlich erkennbaren Organen bestehen und kormophytisch gebaut sind, während bei der anderen Hauptgruppe es sich um Anomalien handelt, welche eine Gliederung in Blatt und Achse nicht erkennen lassen, auch wenn ihre Form noch so kompliziert wird, und welche insofern Thallomen vergleichbar sind.

Gallen der ersten Art wollen wir als organoide den die zweite Gruppe ausmachenden histioiden gegenüberstellen¹⁾. Eine scharfe Scheidung zwischen diesen und jenen ist zwar nicht durchführbar, und gar manchen Gallen gegenüber wird es schwer zu entscheiden sein, ob sie den organoiden näher stehen als den histioiden oder umgekehrt²⁾. Gleichwohl wird auch bei den nachfolgenden Erörterungen über die Anatomie der Gallen die vorgeschlagene Einteilung uns gute Dienste leisten können.

Die organoiden Gallen lassen nicht nur in ihrer Form viele von den Merkmalen wiedererkennen, die uns von den normalen Teilen der Pflanzen her bekannt sind, sondern wiederholen auch in ihrer Anatomie vielfach die normalen Charaktere und im allgemeinen wohl mit um so deutlicherer und vollkommenerer Übereinstimmung, je mehr auch äußerlich ihre Teile mit denen der normalen Pflanze übereinstimmen. Wir werden daher später bei Behandlung der histologischen Struktur der Gallen uns bei ihnen nicht lange aufzuhalten brauchen.

Bei den histioiden Gallen hingegen sind Gewebestrukturen anzutreffen, die bei größter Mannigfaltigkeit sich außerordentlich sinnfällig von den der normalen Pflanzenteile unterscheiden und eine eingehende Beschreibung notwendig machen. Wir wollen bei ihnen zwischen kataplasmatischen und prosoplasmatischen unterscheiden³⁾. Kataplasmatische Gallen sind solche, welchen keine konstanten Form- und Größenverhältnisse zukommen. Fast alle Mykozezidien sind kataplasmatischer Natur (Fig. 129 a): je nach der Verbreitung, welche der Parasit im Wirt findet, schwankt die Größe der resultierenden Galle innerhalb weiter Grenzen. Dasselbe negative Kennzeichen kommt den Gallen der Bakterien⁴⁾, ferner den der Algen, vieler Hemipteren (*Myzoxylus laniger*, vgl. Fig. 136, *Myzus ribis* usw.) u. a. zu. Prosoplasmatisch sind diejenigen Gallen, deren Form- und Größenmerkmale für die betreffende Gallenart in hohem Maße charakteristisch sind: man vergleiche die Gallen miteinander, welche *Neuroterus numismalis* zu Hunderten auf Eichenblättern entstehen läßt, und wird finden, daß sie einander weit ähnlicher sind als die Blätter oder Früchte eines Baumes. Prosoplasmatische Gallen erzeugen viele Milben und Hemipteren, vor allem die Dipteren und Hymenopteren. Für prosoplasmatische Mykozezidien dürfen z. B. die Galle des *Synchytrium pilificum* (Fig. 133) oder die der *Ustilago Grewiae* (auf *Grewia venusta*⁵⁾) gelten. Von den histo-

1) KÜSTER, Üb. organoide Gallen (Biol. Zentralbl. 1910, **30**, 116) und KÜSTER, a. a. O. 1911, 84 ff.

2) KÜSTER, a. a. O. 1911, 128 ff.

3) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 136; a. a. O. 1911, 190 ff.

4) WENDEL, Z. physiol. Anat. d. Wurzelknötchen einiger Leguminosen (Beitr. z. allg. Bot. 1918, **1**, 151).

5) TROTTER, Sulla struttura istologica di un microcecidio prosoplastico (Malpighia 1905, **19**); vgl. auch v. GUTTENBERG, Beitr. z. physiol. Anat. d. Pilzgallen. Leipzig 1905.

logischen und entwicklungsgeschichtlichen Unterschieden zwischen katalasmatischen und prosoplasmatischen Gallen wird sogleich noch die Rede sein.

* * *

Aus allen normalen Gewebeanteilen der Wirtspflanzen können Gallen entstehen, aus den primären ebenso wie aus den sekundären. Allerdings ist die Beteiligung der verschiedenen Gewebeformen am Aufbau der Gallen sehr oft ungleich lebhaft: außerordentlich zahlreich sind

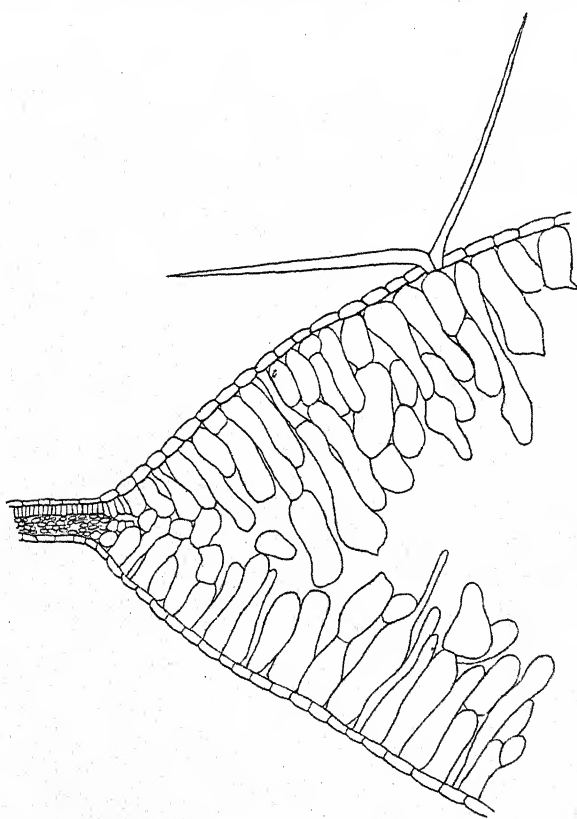


Fig. 123.

Gallenbildung durch Zellenwachstum ohne Zellenteilung (*Oligotrophus Solmsii* auf *Viburnum lantana*).

Stengelgallen hervorragend bedeutsames Gewebe; durch den von den Parasiten ausgehenden Reiz wird es zu lokaler Steigerung seiner Tätigkeit angeregt, die zur Bildung mächtiger Gewebepolster führen kann.

Das Wachstum, das die Zellen des Gallenwirts unter dem Einfluß der Infektion erfahren, läßt jene oft sehr weit über ihre normalen Dimensionen hinaus sich vergrößern (Fig. 123 u. 134); auch dann, wenn zahlreiche Teilungen dem Wachstum der Zellen folgen, bestehen die Gallen schließlich doch aus erheblich größeren Elementen als die entsprechenden normalen Teile der Wirtspflanze.

diejenigen Gallen, die durch üppige Proliferation des Grundgewebes zustande kommen, während die Epidermis, welche die Grundgewebsmassen umspannt, abgesehen von der Haarproduktion, keine nennenswerten Wachstumsveränderungen erfährt; als Seitenstück zu diesen Gallen werden später freilich auch solche zu schildern sein, bei deren Entstehung die Epidermen mit sehr ergiebigem Wachstum sich beteiligen, während die unter ihnen liegenden Grundgewebszellen sich wenig oder gar nicht vergrößern (Fig. 134). Immerhin darf im allgemeinen die Beteiligung des Grundgewebes an der Gallenbildung eine größere genannt werden als die der Epidermen. Weiterhin ist das Kambium ein für die Produktion von

Auch dann, wenn das abnorme Zellenwachstum sehr energisch vor sich geht, kann Zellteilung dauernd ausbleiben; zahlreiche Gallen werden entwicklungsgeschichtlich gerade dadurch gekennzeichnet, daß Zellteilungen bei ihrer Entstehung niemals eintreten. Fig. 134 zeigt eine Galle, welche nur durch Zellenwachstum und überdies bei ausschließlicher Beteiligung der Epidermiszellen zustande gekommen ist, — Fig. 123 eine solche, bei welcher die Grundgewebszellen sich abnorm vergrößert haben, während die Epidermen unverändert geblieben sind.

Die überwiegende Mehrzahl der Gallen kommt durch Zellteilung zustande; mehrere oder zahlreiche nebeneinander liegende Zellen werden zu Wachstum und Teilung angeregt. Wird unter dem Einfluß der Gallen-

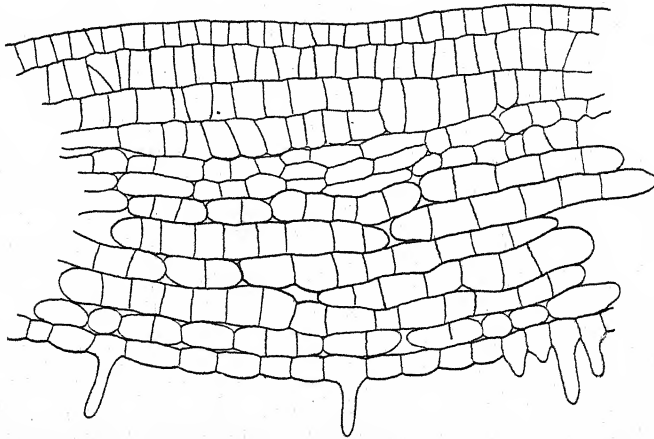


Fig. 124.

Gallenbildung durch Flächenwachstum und antikline Zellteilungen.
Querschnitt durch die Galle des *Pemphigus marsupialis* auf *Populus nigra*.

erzeuger ein beschränkter Gewebekomplex zu lebhaften Zellteilungen gebracht, so bezeichnen wir ihn — BEYERINCK folgend¹⁾ — als Gallplastrum. —

Die Richtung, in welcher sich die Zellen des Wirtes bei der Gallenbildung teilen, ist für die verschiedenen Gallenformen charakteristisch. Fig. 124 zeigt einen Teil einer Galle, die fast ausschließlich durch Flächenwachstum und antikline Zellteilungen zustande kommt, Fig. 125 *a* eine solche, bei deren Bildung ausschließlich Teilungen parallel zur Oberfläche des infizierten Organes erfolgen.

Auch die weitverbreiteten Blattgallen der *Pontania proxima* (Fig. 125 *b*) und anderer weidenbewohnender Blattwespen kommen nur durch Dickenwachstum der infizierten Blattregion zustande; die Zellteilungen erfolgen freilich nicht so regelmäßig wie bei der soeben erwähnten *Banisteria*-Galle.

Eine leicht übersehbare Kombination von Flächen- und Dickenwachstum zeigt Fig. 126 mit dem Querschnitt durch den Umwallungswulst (s. u.) einer jugendlichen Galle von *Pemphigus bursarius* (auf Blattstielen von *Populus nigra*).

1) BEYERINCK, Beob. üb. d. ersten Entwicklungsphasen einiger Zynipidengallen. Amsterdam 1882.

Die Intensität der abnormen Zellenproduktion ist keineswegs bei allen Zellschichten des infizierten Pflanzenorganes die gleiche. Wir werden später noch ausführlich darüber zu sprechen haben, daß bei Gallen, welche

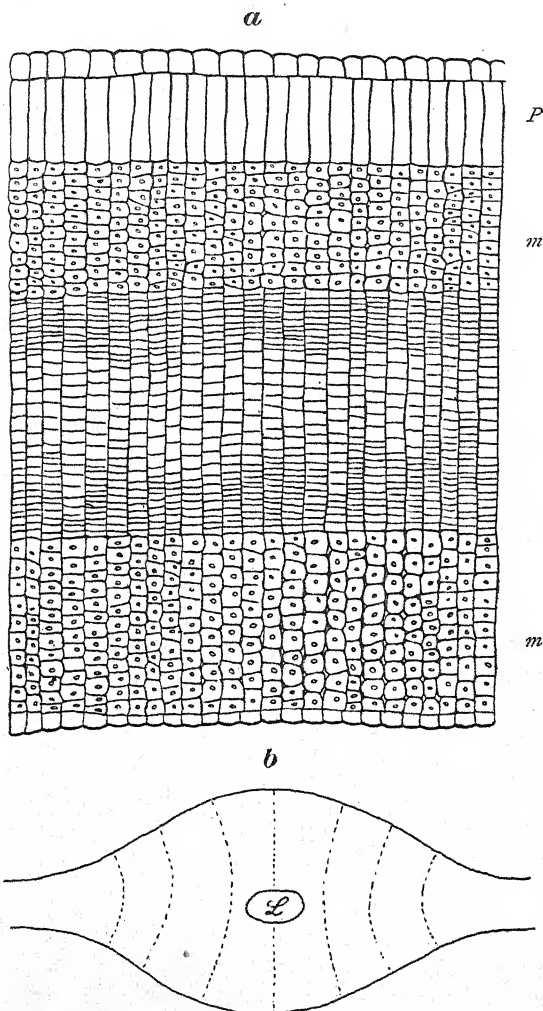


Fig. 125.

Gallenbildung durch Dickenwachstum und perikline Zellteilungen. *a* Teil des Querschnittes durch den peripherischen Teil einer unbestimmten Galle (Blatt von *Banisteria*). *P* die unveränderte Palisadenschicht, *m m* mechanischer Mantel. *b* Querschnitt durch eine linsenförmige Blattgalle: die Zellenreihen im Inneren sind durch punktierte Linien angedeutet, *L* Larvenkammer; schematisiert.

durch Flächenwachstum größerer oder kleinerer Bezirke der Blattspreiten zustande kommen, diese Differenzen in der Wachstumsintensität der verschiedenen Zellschichten für die Gestalt der heranwachsenden Galle von größter Bedeutung sind.

Fig. 127 zeigt ein Stück des Querschnitts einer von *Tetraneura ulmi* erzeugten Blattgalle: die unteren Schichten des Blattes sind schließlich nur noch mit passivem Wachstum dem der oberen Zellenlagen gefolgt und sind dann zerrissen; die Dehnung, welche die unteren Zellenlagen erfahren haben, wird durch die Retortenform der Zellen klar¹⁾.

Auch bei den durch Dickenwachstum zustande kommenden Gallen sind, wie schon Fig. 125 *a* lehrte, keineswegs alle das infizierte Areal des Wirtsorganes aufbauenden Gewebelagen gleich stark beteiligt, und auch bei ihnen kann es zu Zerreißungen kommen. Die Galle des *Oligotrophus annulipes*, die auf Buchenblättern häufig ist, kommt ohne Beteiligung der oberseitigen Epidermis zustande; diese wird abgehoben, indem der um ein mittleres Feld stark heranwachsende Ringwall — vgl. Fig. 131 *aa* — sie

emporhebt: aus dem mittleren Felde entwickelt sich später eine Galle,

1) Über die passiven Wachstumsveränderungen im Gewebe anderer Aphidengallen vgl. ZWEIFELT, a. a. O. 1917.

welche die alte Epidermis zerreißt und sich mit einer neuen, trichombedeckten Haut ausstattet. Gallen, deren Epidermis sich nicht von der des Mutterorganes herleitet, sondern dem endogenen Entwicklungsgang der Galle entsprechend eine Neubildung darstellt, wollen wir als freie Gallen bezeichnen (Fig. 128a); diejenigen, welche von der Epidermis des Mutterorganes umspannt bleiben, sind umschlossene Gallen¹⁾ (Fig. 128b). Unvollkommen ist die Umhüllung des Gallenkörpers durch die normalen Hautgewebe dann, wenn durch gesteigertes Wachstum des Markes oder des Leitbündelgewebes die äußeren Gewebeschichten regellos gesprengt werden.

Die Differenzierung der Gallengewebe zeigt alle Grade der Kompliziertheit; für alle Gallen aber gilt der Satz, daß ihr histologischer

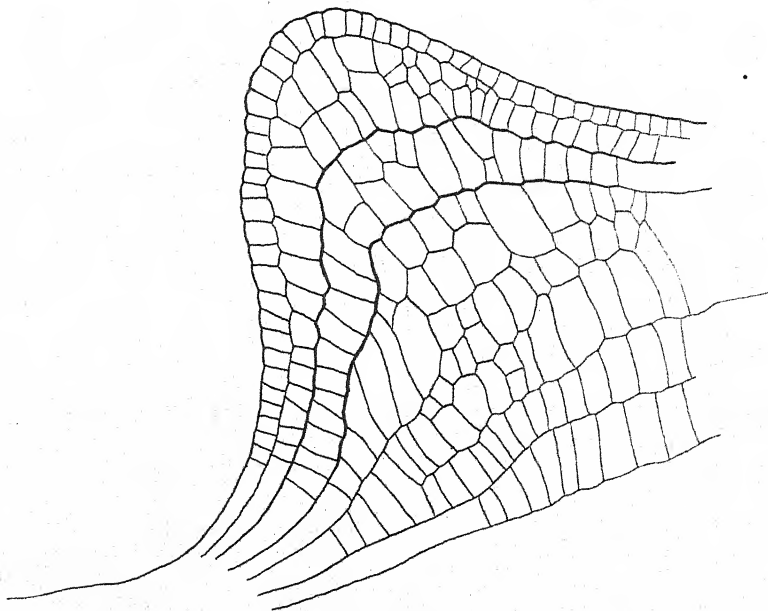


Fig. 126.

Gallenbildung durch Flächen- und Dickenwachstum. Schnitt durch den Gewebewulst einer jugendlichen Galle von *Pemphigus bursarius* (auf *Populus*).

Bau in der einen oder anderen Weise sich von dem der Wirtsorgane unterscheidet, zum mindesten durch die überlegene Größe der Zellen, welche die Gallen aufbauen, oder den geringeren Gehalt an Chlorophyll usw²⁾. Im einfachsten Falle bestehen die Gallen durchweg aus homogenem Gewebe, das überhaupt keinerlei Differenzierung erkennen läßt (Fig. 129); bei anderen Gallen ist die Differenzierung eine ganz geringe

1) KÜSTENMACHER, Beitr. z. Kenntnis d. Gallenbildungen mit Berücksichtigung d. Gerbstoffes (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, 26, 82).

2) Anomale Bildungen, deren Gewebeaufbau dem des normalen Mutterbodens entspricht, sind allerdings schon mehrfach als Produkte tierischer Parasiten beschrieben worden; wir kommen im Allgemeinen Teil bei Behandlung der Homöoplasien auf sie zurück.

derart, daß die Mannigfaltigkeiten, welche normalerweise die das Wirtsorgan aufbauenden Gewebe aufweisen, getilgt oder nur angedeutet erscheinen; namentlich die Unterschiede, welche im Grundgewebe normaler Organe wahrgenommen werden, können völlig ausfallen. Selbst der Unterschied zwischen Epidermis und Grundgewebe, der normalerweise sehr deutlich zu sein pflegt, kann bei den durch Zezidozoen veränderten Wirtsorganen sich mehr und mehr verwischen. Diese und ähnliche Hemmungen in der Gewebedifferenzierung gehören zu den histologischen Kennzeichen der kataplastischen Gallen (s. o. p. 187).

Bei einer weiteren Gruppe von Fällen bleiben die das normale Pflanzenorgan kennzeichnenden Differenzierungen auch im Gewebe der Gallen noch kenntlich. Fig. 130 zeigt einen Querschnitt durch den peripherischen Teil der auf Lindenblättern häufigen Galle des *Oligo-*

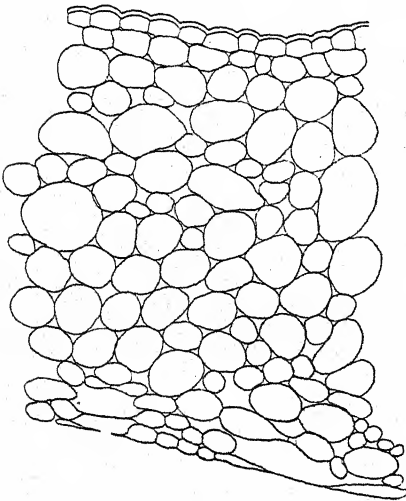


Fig. 127.

Passives Wachstum der unteren Gewebeschichten. Teil des Querschnitts durch die Galle von *Tetraneura ulmi* auf Blättern von *Ulmus campestris*.

Fig. 128.
Freie und umschlossene Gallen. *a* freie Galle der *Biorrhiza aptera* auf *Quercus* (nach BEYERINCK). *b* umschlossene Galle der *Pontania proxima* auf *Salix*; das assimilierende Gewebe ist dunkel gehalten. *L* Larvenkammer.

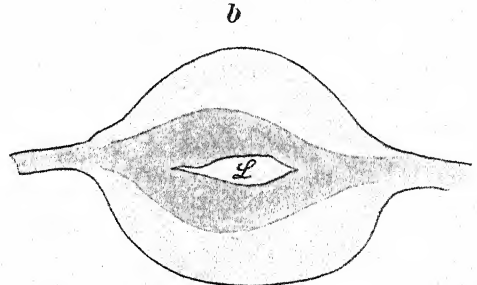
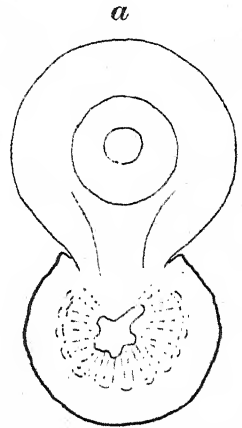


Fig. 128.

trophus Reaumurianus: die Epidermis ist auch da vom Grundgewebe leicht zu unterscheiden, wo sie durch perikline Teilungen mehrschichtig geworden ist, und im Grundgewebe setzen sich die Abkömmlinge des grünen und des die Nerven umgebenden farblosen Gewebes deutlich gegeneinander ab; ähnlich liegen die Verhältnisse in den Weidengallen mancher *Pontania*-Arten u. a. m.

Neben dieser vollkommenen oder unvollkommenen Hemmung der Differenzierung und der Wiederholung normaler Differenzierungsbilder spielt bei den Gallen das Auftreten neuer Mannigfaltigkeiten, d. h. solcher, die in der normalen Ontogenese des Wirtsorganes fehlen, eine große Rolle. Mit den verschiedenen Geweben, aus welchen Gallen solcher Art bestehen,

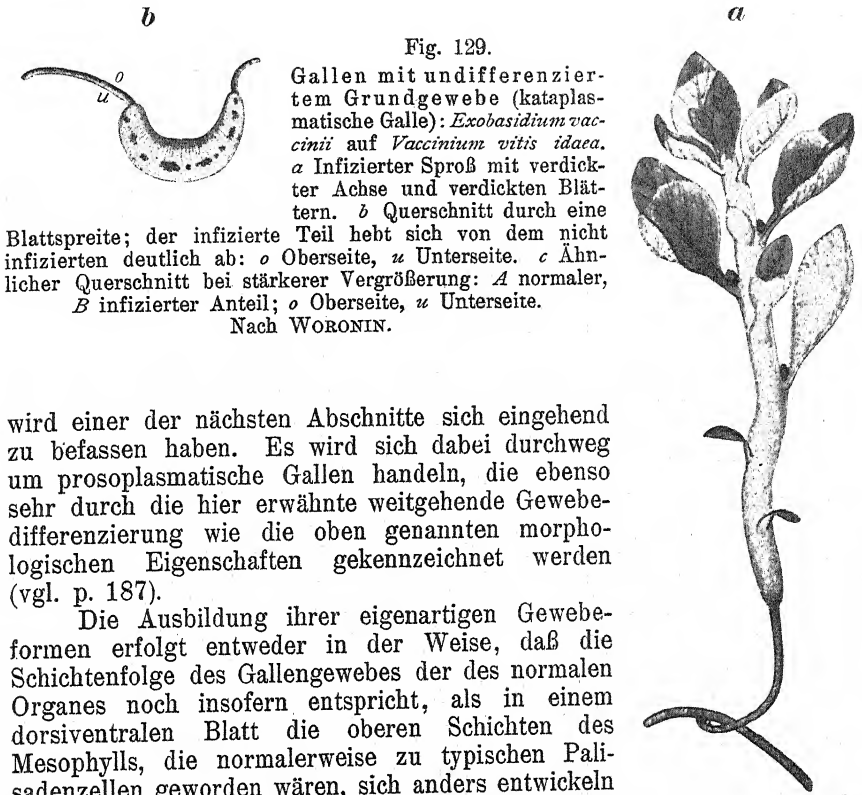


Fig. 129.

Gallen mit undifferenzier-tem Grundgewebe (kataplas- matische Galle): *Exobasidium vac- cinii* auf *Vaccinium vitis idaea*. *a* Infizierter Sproß mit verdick- ter Achse und verdickten Blät- tern. *b* Querschnitt durch eine

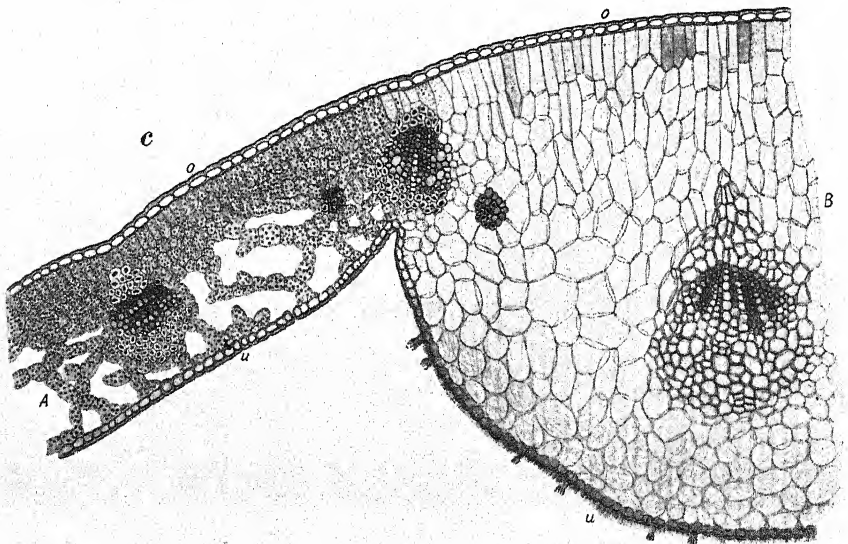
Blattspreite; der infizierte Teil hebt sich von dem nicht infizierten deutlich ab: *o* Oberseite, *u* Unterseite. *c* Ähn- licher Querschnitt bei stärkerer Vergrößerung: *A* normaler, *B* infizierter Anteil; *o* Oberseite, *u* Unterseite.

Nach WORONIN.

wird einer der nächsten Abschnitte sich eingehend zu befassen haben. Es wird sich dabei durchweg um prosoplasmatische Gallen handeln, die ebenso sehr durch die hier erwähnte weitgehende Gewebe- differenzierung wie die oben genannten morpho- logischen Eigenschaften gekennzeichnet werden (vgl. p. 187).

Die Ausbildung ihrer eigenartigen Gewebe- formen erfolgt entweder in der Weise, daß die Schichtenfolge des Gallengewebes der des normalen Organes noch insofern entspricht, als in einem dorsiventralen Blatt die oberen Schichten des Mesophylls, die normalerweise zu typischen Pali- sadenzellen geworden wären, sich anders entwickeln als die unteren und bei Gallen der Sproßachsen die äußeren Gewebelagen anders als die inneren

— oder derart, daß



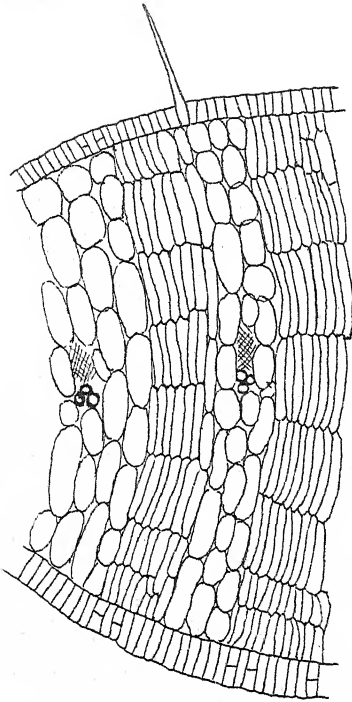


Fig. 130.

Galle mit Wiederholung der normalen Gewebedifferenzierung (*Oligotrophus Reaumurianus* auf *Tilia platyphyllos*).

ventrale bezeichnen (Fig. 131); Gallen der zweiten Art, deren Schichten konzentrisch um den Mittelpunkt der Gallen und unbeeinflusst vom Verlauf der Gewebelagen des Mutterorganes verlaufen, wollen wir als radiäre bezeichnen [Fig. 132¹⁾]. Besonders auffallend werden die radiäre Struktur der Gallen und ihre

Unabhängigkeit vom normalen Schichtenverlauf in denjenigen Fällen, in welchen mehrere benachbarte Organe am Aufbau eines die Larvenhöhle

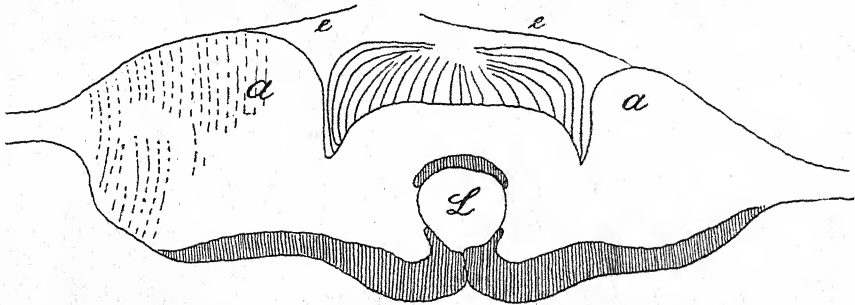


Fig. 131.

Entstehung einer freien Galle; dorsiventrale Gewebedifferenzierung; Querschnitt durch eine jugendliche Galle des *Oligotrophus annulipes* (auf *Fagus sylvatica*)
 L Larvenkammer, e zerrissene Epidermis, unter welcher die behaarte „freie“ Galle sich zu entwickeln beginnt, aa der sie umgebende Ringwulst; die deutlich sichtbaren Zellenreihen sind links angedeutet. Das mechanische Gewebe ist durch Schraffierung kenntlich gemacht.

1) KÜSTER, a. a. O. 1911, 192 ff. — Blätter, deren Struktur nach der Galleninfektion sehr erheblich von der normalen abweicht, indessen sich ganz und gar in Schichten entwickelt, die parallel zur Oberfläche der Blätter streichen, hat HOUARD z. B. für *Erica arborea* (*Perrisia Zimmermanni*) beschrieben (Caractères morph. et anat. des zoocécidies des bruyères, Marcellia 1916, 15, 3, 15); vgl. auch HOUARD, Rech. anat. s. l. cécidies foliaires marginales (ibid 1913, 12, 124, 134).

umgebenden Schichtensystems teilnehmen, wie die Fruchtknotensepten am Aufbau der Galle von *Aulax papaveris*¹⁾ (Fig. 132).

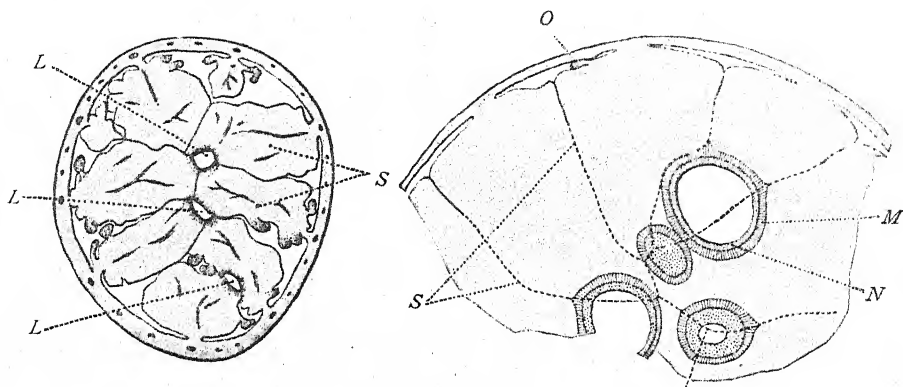


Fig. 132.

Radiäre Galle (*Aulax papaveris* im Fruchtknoten von *Papaver*). *M* Mechanisches Gewebe, *N* Nährschicht, *S* Kontaktflächen der Septen, *O* unvollkommen entwickeltes Ovulum. *L* Larvenkammer. Links Querschnitt durch den ganzen Fruchtknoten, rechts Teil davon. Nach MOLLIARD.

1. Entwicklungsgeschichte und äußere Form der histioiden Gallen.

Auf entwicklungsgeschichtliche Kennzeichen hin unterscheiden wir folgende Gruppen histioider Gallen.

a) Haar- und Filzgallen.

Werden durch die Infektion Epidermiszellen zu starkem Wachstum ihrer Außenwände angeregt, so entstehen mehr oder minder lange, breite oder schlanke, mannigfaltig gestaltete Haare, die entweder einzeln auf der Oberfläche des infizierten Organes sich finden oder diese mit einem dichten Rasen überziehen. Im zweiten Fall wollen wir von Filzgallen oder Erineumgallen²⁾ sprechen.

Abnorme Haarbildung ist bei Gallen der verschiedensten Art ein weit verbreitetes Phänomen; als Haar- und Filzgallen werden nur diejenigen Gallen zu bezeichnen sein, bei welchen die Haarbildung der einzige oder doch der auffälligste und der die Gallenbildung am besten kennzeichnende histogenetische Vorgang ist.

Haargallen werden durch Synchytrien (Phykomyzeten) und Eriophyiden erzeugt.

Die Synchytrien leben intrazellulär in ihren Wirten, und manche von ihnen vermögen die Epidermiszellen zu umfangreichen Trichomen

1) MOLLIARD, M., Sur la galle de l'*Aulax papaveris* PERS. (Rev. gén. de bot. 1899, **11**, 209), La galle de l'*Aulax minor* HARTIG (ibid. 1921, **33**, 273).

2) „Erineum“ ist ursprünglich der Name der Pilzgattung, die man bei Untersuchung der von Gallmilben erzeugten Haarrasen vor sich zu haben glaubte, bis ihre wahre Natur von FÉE (1834) erkannt wurde.

zu verwandeln. Einen entwicklungsgeschichtlich besonders interessanten Fall repräsentieren die pinselförmigen Gallen, welche *Synchytrium pilificum* auf den Blättern der *Potentilla tormentilla* erzeugt¹⁾: hier und da bilden sich kleine, rundliche, flache Höcker, die über und über mit sehr langen, einzelligen und dickwandigen Haaren besetzt sind. Die Haarbildung kombiniert sich hier mit kräftiger Gewebewucherung: jene geht von der Epidermis, diese vom Grundgewebe der infizierten Blätter aus. Während bei den in Fig. 151 dargestellten und anderen *Synchytrium*-Gallen die Haare in sich die Parasiten beherbergen, d. h. die infizierten Wirtszellen selbst zu Haaren auswachsen, sehen wir bei diesem Zezidium die infizierte Nährzelle des Parasiten

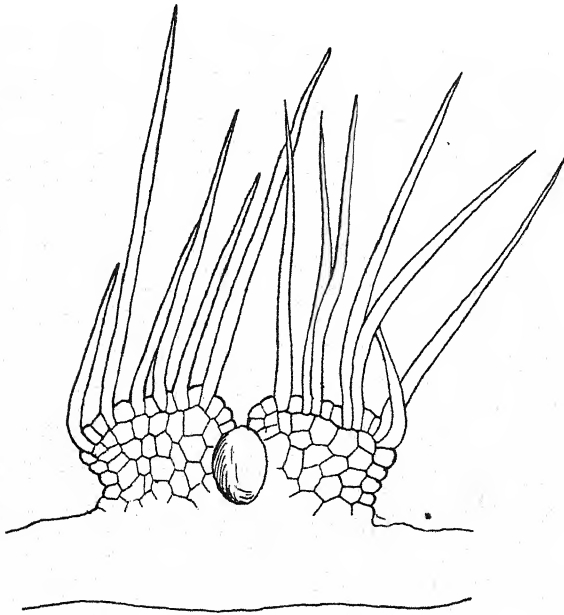


Fig. 133.

Haarproduktion und Gewebewucherung nach Pilzinfektion. Querschnitt durch die Galle des *Synchytrium pilificum* auf *Potentilla tormentilla*, in der Mitte die Nährzelle.

zwar stark heranwachsen, aber kein Trichom liefern, während eine große Zahl benachbarter Epidermiszellen zu Haaren werden (Fig. 133).

Viel verbreitetere und auffälligere Gebilde stellen die dichten Haarassen dar, welche von Eriophyiden erzeugt werden, die Erineumgallen, die auf die Blätter unserer einheimischen Holzgewächse — *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Fagus*, *Prunus*, *Tilia*, *Vitis* u. a. —, auch auf die vieler Kräuter — *Geum*, *Potentilla*, *Salvia* usw. — oberseits und unterseits, im Anschluß an die Nerven oder unabhängig von diesen, den Blatträndern folgend oder die Ner-

venwinkel füllend unregelmäßig umrissene Flecke zeichnen.

Form und Größe der Erineumhaare sind verschieden und für die verschiedenen in Betracht kommenden Gallenarten in hohem Maße charakteristisch. In dem die Histologie der Gallen behandelnden Abschnitt wird auf Einzelheiten zurückzukommen sein; inzwischen sei auf Fig. 134 und 153 verwiesen, welche die verschiedenen Haarformen und die Dichtigkeit des Haarwuchses deutlich erkennen lassen.

Fig. 153 stellt den Querschnitt durch ein Lindenerineum dar, bei welchem auf beiden Blattflächen korrespondierende Areale mit Haaren

1) THOMAS, *Synchytrium pilificum* (Ber. d. D. bot. Ges. 1883, 1, 494); KÜSTER 1. Aufl., 1903, 212. — Herbariummaterial verdanke ich der Güte des Prof. FR. THOMAS † (Ohrdruf).

sich bedeckt haben, obwohl nur auf einer Fläche — der unteren — die Parasiten sich angesiedelt hatten¹⁾.

Die Haarbildung kann sich auch bei den von Eriophyiden erzeugten Trichomrasen mit Anomalien im Bau des Grundgewebes verbinden. Gar nicht selten ist der Fall, daß die von Filzrasen bedeckten Blattflächen sich beulenartig vorwölben; diese Krümmung erfolgt fast immer derart, daß die behaarte Seite auf die Innenfläche der Beule zu liegen kommt. Das Mesophyll ist an denjenigen Stellen, an welchen die Epidermis zu Haaren ausgewachsen ist, zuweilen unvollkommen entwickelt, indem seine Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym ausgeblieben ist.

Bei dem Erineum der Walnußblätter, welches *Eriophyes tristriatus* var. *erinea* erzeugt, tritt die Haarbildung zurück, und die Wucherungen, welche die über den Leitbündeln liegenden Gewebe erfahren, erreichen ansehnlichen Umfang (Fig. 169).

b) Blattrollungen und Blattfaltungen.

Als „*Erineum clandestinum*“ pflegt man die Galle zu bezeichnen, welche *Eriophyes goniothorax* an den Blatträndern von *Crataegus* erzeugt: diese falten sich nach unten um und bekleiden sich auf der Innenseite

mit Haaren. Gallen, welche durch derartige Anomalien in der Plastik der Blattspreite gekennzeichnet werden, sind sehr häufig als Blattrollungen beschrieben worden: entweder ist der Rand der Spreiten wie ein schmaler Saum nach oben oder unten umgeschlagen (z. B. *Perrisia marginemtorquens* auf *Salix* u. v. a.; vgl. Fig. 135 a) —, oder die Spreite nimmt fast in ihrer ganzen Ausdehnung an der Bildung der Galle teil (z. B. *Schizoneura ulmi* auf *Ulmus*); je nach der Größe des Areals, welches von den Parasiten besiedelt worden ist, kann in noch anderen Fällen bei Gallen des nämlichen Parasiten bald nur die Randzone des Blattes, bald ein sehr großer Anteil der Spreite oder diese in ihrer ganzen Ausdehnung sich rollen (*Perrisia persicariae* an *Polygonum persicaria*), während bei den Gallen des *Pemphigus semilunarius* (auf *Pistacia*) u. a. der Umfang der Galle und die Breite des halbmondförmigen, umgeschlagenen Spreitenteiles überall annähernd die gleichen bleiben.

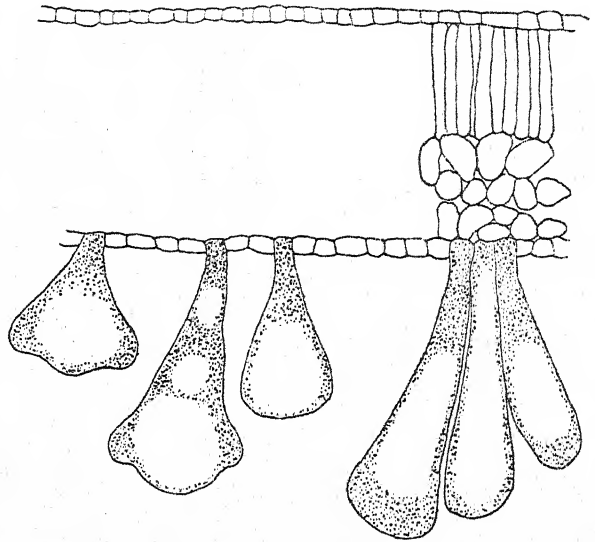


Fig. 134.

Haarproduktion nach Milbeninfektion (*Eriophyes macrochelus* var. *erinea*) auf der Unterseite von Ahornblättern (*Acer campestre*).

1) Vgl. KÜSTER, E., Zezidolog. Notizen III (Flora, GÖBEL-Festschrift 1925, 118/119, 339).

Blattrollungen und -faltungen der erwähnten Art können auf verschiedenem Wege zustande kommen — entweder dadurch, daß die Plastik, welche die Spreite in der Knospenlage aufweist, durch Hemmung der beim Entfalten auftretenden Wachstumsvorgänge mehr oder minder vollkommen beibehalten wird¹⁾, oder durch Wachstumsvorgänge besonderer Art, d. h. durch lokale Epinastie bzw. Hyponastie der Blattspreiten, welche durch einseitig gefördertes Flächenwachstum ihre Rollen- oder Faltenform bekommen. Vielleicht genügt zuweilen lokale einseitige Hemmung des Wachstums, um Rollungen zustande zu bringen. Stets erfolgt die Rollung in der Weise, daß die Parasiten auf die konkave Seite gelangen.

Die erwähnten Entstehungsmodi, welche zur Bildung von Blattrollungen führen, können sich nicht nur miteinander, sondern auch mit Wachstumsprozessen anderer Art kombinieren. Sehr häufig ist der Fall, daß die gerollten Teile der Spreite auffallend dick, fest und fleischig werden; komplizierte Gewebedifferenzierungen spielen sich in der Galle des *Pemphigus semilunarius* u. v. a. ab.

Blattrollungen werden, wie die angeführten Beispiele bereits lehren, namentlich von Eriophyiden, Hemipteren und Dipteren, seltener durch Hymenopteren oder durch Pilze hervorgerufen.

Dieselbe Fixierung der Vernation, welche der Blattrand erfahren kann, tritt auch in der Binnenfläche der Spreite ein: die auffälligen Faltungen der *Carpinus*-Blätter durch *Eriophyes macrotrichus* stellen derartige Hemmungen der Entfaltung dar (Fig. 135 b), ebenso die Faltungen der Blättchen von *Coronilla* und anderen Papilionazeen, die nach Infektion durch Zezidozoen längs ihrer Mittelrippe dauernd gefaltet bleiben.

c) Beutelgallen.

Diejenigen Filzgallen, bei welchen sich die mit Haaren bedeckten Felder der Blattspreite mehr oder weniger stark wölben, bilden bereits den Übergang zwischen jenen und den typischen Beutelgallen. Bei dem „*Erineum axillare*“, welches *Eriophyes nalepai* an den Nervenwinkeln der *Alnus*-Blätter erzeugt, sind die Vorwölbungen schon recht beträchtlich und nicht geringer als bei manchen typischen Beutelgallen, die immer dann zustande kommen, wenn ein eng umschriebener Bezirk der Spreiteninnenfläche zu abnorm lebhaftem Wachstum angeregt wird: da seine Nachbarschaft an diesem nicht teilnimmt, muß sich jener über das Niveau der Blattspreite hervorwölben (Fig. 135 c). Die Wölbung erfolgt stets in der Weise, daß die auf der Oberfläche des infizierten Organes ansässigen Parasiten — in erster Linie kommen Eriophyiden, Aphiden, ferner auch Dipteren in Betracht — ins Innere der blasen-, beutel- oder schlauchförmigen Galle gelangen; die von den Parasiten besiedelte Seite ist an dem die Galle liefernden Flächenwachstum schwächer beteiligt als die gegenüberliegende. Je ausgedehnter das Areal war, welches durch die Parasiten zu abnormem Wachstum angeregt wurde, um so breiter die Basis der Galle; je intensiver sich das abnorme Wachstum betätigt, um so höher und breiter wird der Beutel.

Zu den Beutelgallen gehören die winzigen Pusteln des *Eriophyes macrorrhynchus* (auf *Acer*) und die schlanken roten Spindeln, welche

1) Vgl. hierzu auch ZWEIFELT a. a. O., 1917.

Eriophyes tiliae auf Lindenblättern erzeugt, ebenso die „hahnenkammförmigen“ Taschen der *Tetraneura compressa* oder die riesenhaften Blasen der *Schizoneura lanuginosa* (beide auf *Ulmus*). Komplizierte Formen sind bei den Beutelgallen selten; zu ihnen wären die gelappten, unvollkommen verzweigten „chinesischen Galläpfel“ zu rechnen, welche *Schlechtendalia chinensis* auf *Rhus semialata* erzeugt.

Auch mit dem Flächenwachstum, das den Beutelgallen die Form gibt und ihre Größe bestimmt, können sich die verschiedenartigsten anderen histogenetischen Vorgänge kombinieren; es dürfte schwer fallen, Beutelgallen ausfindig zu machen, bei deren Entstehung und Ausbildung die infizierten Teile der Blattspreite sich nur durch das gesteigerte Flächenwachstum von den normalen Anteilen der Wirtorgane unterscheiden.

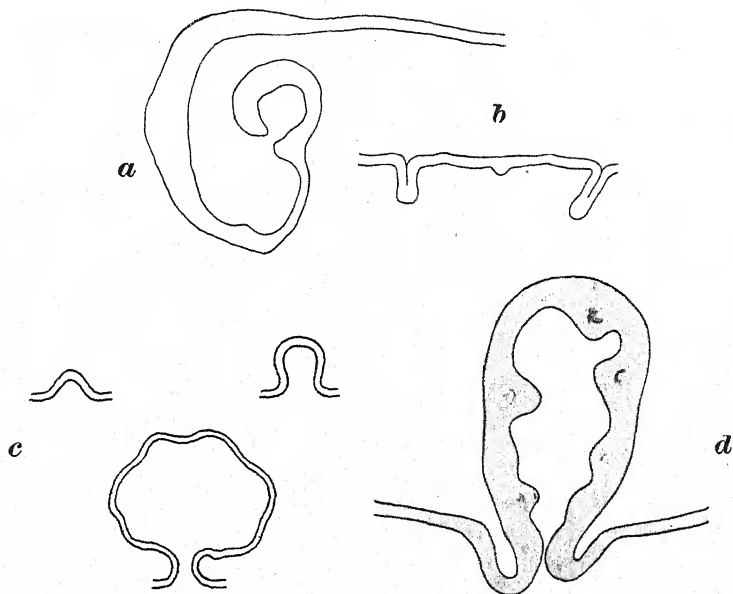


Fig. 135.

Blattrollungs-, Blatrfaltungs- und Beutelgalle: *a* *Eriophyes tetratrichus* auf *Tilia*; *b* *E. macrotrichus* auf *Carpinus* (schematisiert); der Schnitt ist senkrecht zu den Seitennerven gelegt; *c* Schematische Darstellung der Entstehung einer Beutelgalle, *d* Längsschnitt durch die Beutelgalle des *Phyllocoptes setiger* auf *Fragaria vesca*.

Fast allgemein ist der Fall zutreffend, daß die infizierten Teile der Blattspreiten auch erheblich in die Dicke wachsen (Fig. 135 *d*) — zum mindesten dadurch, daß die Zellen größer werden, insbesondere eine beträchtlichere Höhe erreichen als in den entsprechenden normalen Teilen. Dazu kommen in vielen Fällen Teilungen der Zellen parallel zur Organoberfläche oder in wechselnden schiefen Richtungen. Auch das makroskopische Aussehen der Galle bestimmt in hohem Maße der Vorgang der Haarbildung: Außen- und Innenfläche der Galle können abnorme Trichome aufweisen.

Ebenso wie bei den Rollgallen vermissen wir auch bei den Beutelgallen sehr oft die normale Differenzierung in Palisaden- und Schwamm-

gewebe oder sehen doch wenigstens die Scheidung zwischen beiden unvollkommen bleiben.

Besonders bemerkenswert sind diejenigen Fälle, in welchen nicht alle Teile der Beutelgalle im Vergleich mit den normalen Teilen des betreffenden Blattes gleichmäßig stark verdickt erscheinen, sondern einzelne Abschnitte der Galle besonders stark in die Dicke wachsen. Das trifft für diejenigen Formen zu, welche als „Beutelgallen mit Mündungswall“ beschrieben worden sind, d. h. für diejenigen, welche an ihrer Mündung durch Dickenwachstum einen mehr oder minder unregelmäßig gestalteten Ringwulst entwickeln, durch welchen die Mündung zu einer engen Pore reduziert wird (*Eriophyes similis* auf *Prunus spinosa* [Fig. 141 c], *E. laevis* auf *Alnus* usw.); die Dicke und Höhe dieser Gewebeleiste und das Verhältnis ihrer Dimensionen zu den des beutelförmigen Gallenanteils können sehr verschieden sein. Weiterhin kann das Dickenwachstum an irgendwelchen Stellen der Galle sich betätigen, derart, daß unregelmäßig gebildete Zapfen oder Leisten in die Höhlung der Galle vorwachsen und ihr Lumen unvollkommen septieren.

Bei den Gallen des *Eriophyes fraxinicola* (auf *Fraxinus excelsior*) kombiniert sich die Bildung eines Mündungswalles mit der Produktion zahlreicher, unregelmäßiger, innerer Gewebewucherungen, zwischen welchen die Tiere hausen.

Die von Milben und manchen Hemipteren erzeugten Beutelgallen sind durch konstante Form- und Größenverhältnisse ausgezeichnet und daher den prosoplasmatischen Gallen zuzurechnen; daß auch unter den Hemipterengallen typisch kataplasmatische Beutelgallen sich finden (*Myzus ribis* u. a.), war schon oben zu erwähnen. Zu den kataplasmatischen gehören auch die durch Pilze erzeugten beutelförmigen Gallen (*Exoascus Tosquinetii* auf *Alnus* u. a.). Die Gewebedifferenzierung in den Beutelgallen, zumal den kataplasmatischen, pflegt eine bescheidene zu sein; kommen deutlich differenzierte Gewebelagen zur Ausbildung, so kennzeichnen sie die Gallen stets als dorsiventrale. —

Mit der Bildung der lokalen Gewebezapfen und der Mündungswälle haben wir bereits denjenigen Vorgang kennen gelernt, welcher für die nächsten Gruppen der Gallen besonders charakteristisch ist — das Dickenwachstum der infizierten Organe.

d) Krebsgallen.

Sie kommen durch Dickenwachstum der infizierten Pflanzenteile zustande; die gallenerzeugenden Parasiten, soweit es sich um Zeizidzoen handelt, bleiben dauernd auf der Oberfläche des Wirtsorganes sichtbar. Der wichtigste Vertreter dieses Typus ist die wohlbekannte Galle der den Apfelbaum schädigenden Blutlaus (*Myzoxylus laniger*): die Zweige wachsen an den infizierten Stellen stark in die Dicke und bedecken sich mit kugelhappenähnlichen Geschwülsten oder traubigen Aggregaten von solchen — je nach der Verteilung der Parasiten auf dem Wirtsorgan (Fig. 136).

Zu den Krebsgallen sind ferner sehr zahlreiche Mykozezidien zu rechnen: viele gallenbildende Pilze rufen ein lokales Dickenwachstum der infizierten Wurzeln, Achsen und Blätter hervor (Fig. 129), das bei der bald mehr, bald minder weit reichenden Verbreitung des Parasiten im

Wirt zu ähnlich regellos gestalteten Wucherungen führen kann wie die Infektion durch den soeben genannten *Myzoxylus*.

Die Krebsgallen sind durch ihre Formen als kataplasmatische gekennzeichnet, ebenso durch ihre geringe Gewebedifferenzierung. —

Die folgenden drei Typen von Gallen stimmen darin miteinander überein, daß Dickenwachstum der infizierten Pflanzenteile bei ihrer Entstehung eine hervorragende Rolle spielt; sie unterscheiden sich von den Krebsgallen dadurch, daß die Zeizidozoen sich bei ihnen nicht dauernd an der Oberfläche des Wirtes und unbedeckt von diesem entwickeln, sondern in sein Inneres gelangen — wie wir sehen werden, auf sehr verschiedene Weise.

e) Umwallungsgallen.

Wenn das Gewebe des Wirtes rings um den Parasiten sich mit Dickenwachstum betätigt, so entsteht ein ringförmiger Gewebewulst, der den Parasiten um so vollkommener verbergen wird, je mehr jener heranwächst, und je mehr sich seine Ränder über dem Parasiten zusammenneigen. Fig. 162 zeigt eine Umwallungsgalle, bei welcher eine breite Mündung als deutlich sichtbarer Eingang zu dem Aufenthaltsort des Parasiten dauernd erhalten bleibt, Fig. 137 *a* eine andere, bei welcher eine mehrfache Umwallung zahlreicher Gallentiere eingetreten ist, und vollständig abgeschlossene Räume zustande gekommen sind; bei derselben Galle (*Eriophyes diversipunctatus* auf *Populus tremula*) können stellenweise

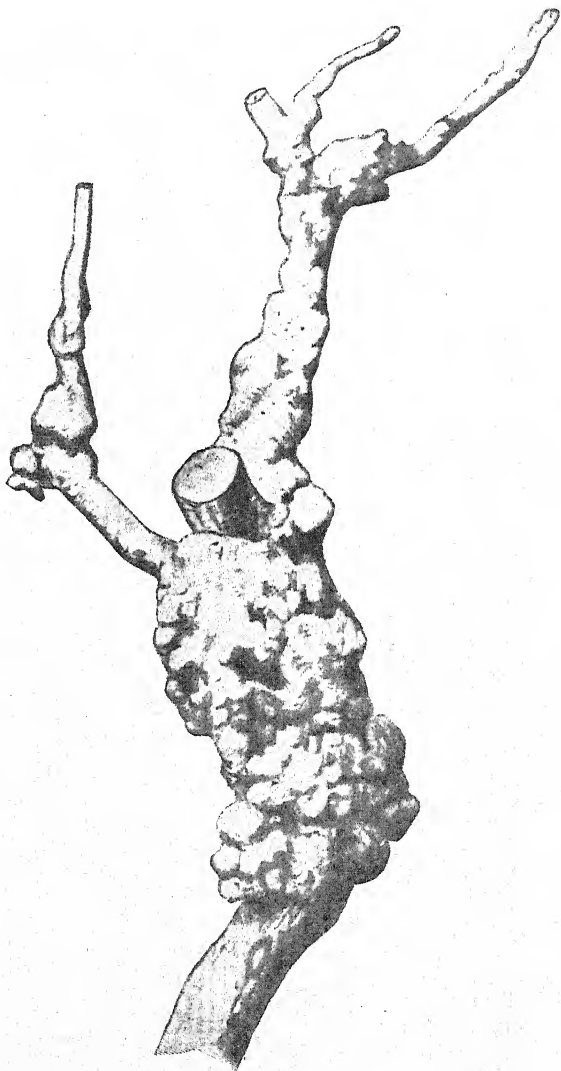


Fig. 136.

Krebsgalle; *Myzoxylus laniger* auf *Pirus malus*. Ein seit mehreren Jahren von der Blutlaus infizierter Zweig mit traubigen „Krebs“bildungen. Nach PRILLIEUX.

sogar Verwachsungen der Umwallungsränder erfolgen, so daß die von Galltieren bewohnten Höhlungen nur noch durch schmale Poren oder Spalten mit der Außenwelt kommunizieren.

Typische Umwallungsgallen werden hauptsächlich von Gallmilben, Schildläusen und Dipteren erzeugt; die von den Gallmilben erzeugten können in Größe und Form sehr unregelmäßig ausfallen¹⁾, während die von Dipteren erzeugten stets die nämlichen morphologischen Verhältnisse erkennen lassen, welche für das betreffende Zezidozon artcharakteristisch sind (Fig. 137 b).

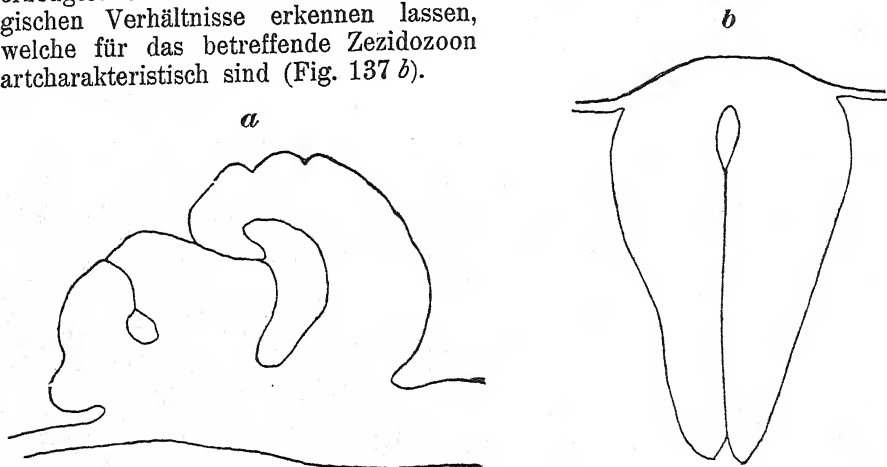


Fig. 137.

Umwallungsgallen. *a* *Eriophyes diversipunctatus* auf den Blattstielfrüsen von *Populus tremula*; zwei umwallte Hohlräume sind erkennbar. *b* *Oligotrophus corni* auf *Cornus sanguinea*.

Der Vorgang der Umwallung kann allerhand Varianten aufweisen und sich mit Wachstumsvorgängen anderer Art kombinieren. Als Vertreterin kompliziert gebauter Umwallungsgallen nennen wir das Produkt der *Mikiola fagi*, bei deren Entstehung die auf der Unterseite der Blätter sitzende Larve „umwallt“ wird, und gleichzeitig der innerhalb des Umwallungsringes liegende Teil der Blattspreite durch Flächenwachstum zu einem großen, festen, mit derber Stachelspitze

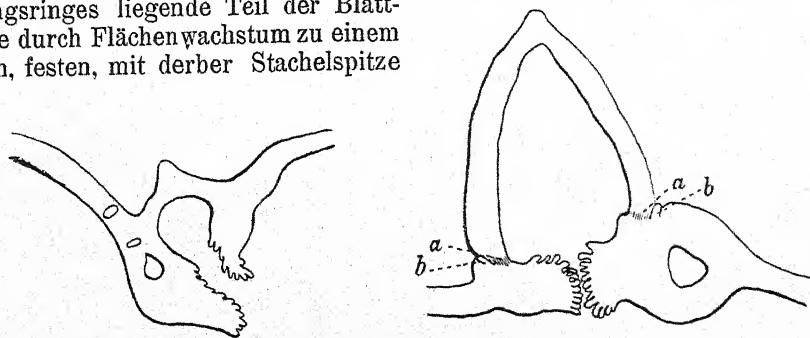


Fig. 138.

Kombination von Beutelbildung und Umwallung: *Mikiola fagi* auf Blättern von *Fagus silvatica*: links junges Entwicklungsstadium, rechts fertige Galle; *a* Trennungsschicht, an welcher sich die reife Galle ablösen wird, *b* Gewebefalte. Nach BÜSGEN.

1) KÜSTER, a. a. O. 1911, 151, 152, Fig. 68 u. 69.

bewehrten, helmförmigen Beutel auswächst (Fig. 138). Ihre Form kennzeichnet die Umwallungsgallen als prosoplasmatische; ihre Gewebestruktur ist dorsiventral oder radiär.

Zu den Umwallungsgallen sind auch die merkwürdigen fleischigen Spirallocken zu stellen, welche *Pemphigus spirotheca* an den Blattstielen der Pappel entstehen läßt, — und ferner alle als Ananassgallen bezeichneten Gebilde. Das Wesen der letzteren liegt darin, daß sich mehrere oder zahlreiche benachbarte Organe eines Laubsprosses oder eines Blütenstandes durch Dickenwachstum derart verändern, daß durch wulstartige Wucherungen zwischen den einzelnen Organen Hohlräume zustande kommen. Ihre Entwicklung erläutert Fig. 139: unter dem Einfluß der *Adelges abietis* liefern die Nadeln von *Abies excelsa* in ihrem unteren Teile ringförmige oder hutkrempenartige Gewebeleisten (Fig. 139 b). Die Wucherungen benachbarter Nadeln berühren sich, so daß unter ihnen geschlossene Hohlräume zustande kommen. Das gefelderte Aussehen, welches die Oberfläche

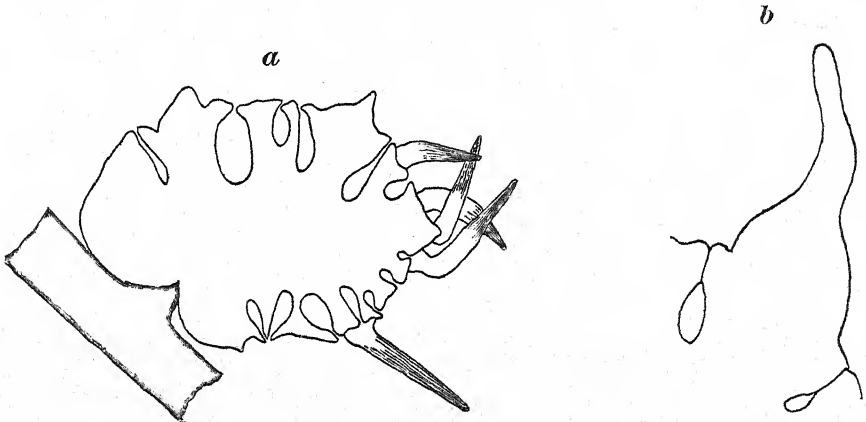


Fig. 139.

Ananassgalle: *Adelges abietis* auf *Abies excelsa*. a Längsschnitt durch die infizierte Sproßspitze, b Längsschnitt durch eine einzelne Nadel.

der Triebe an den infizierten Stellen auf diese Weise bekommt, hat den Gallen ihren Namen eingetragen. Die erwähnten Hohlräume geben die Wohnstätten für die Gallentiere ab. Von einer eigentlichen Umwallung der letzteren kann freilich insofern hier nicht die Rede sein, als die Tiere erst nach Fertigstellung der Wohnräume in diese einwandern¹⁾.

Ananassgallen kommen ferner an den Infloreszenzen von Kruzifern vor (*Dasyneura sisymbrii* auf *Nasturtium palustre* usw.); hier verhalten sich die Blütenstiele ähnlich, wie es soeben für die Nadeln der Fichte angegeben war.

f) Markgallen.

Liegt das Zezidozoon vom Anfang der Gallenentwicklung an im Innern des Pflanzenorganes, so sprechen wir von Markgallen. Typische Vertreter dieser Gruppe sind die der weidenbewohnenden *Pontania*-Arten (Fig. 125 b). Das Muttertier schiebt das Ei ins Innere des Wirtsgewebes hinein; mit

1) Vgl. KÜSTER, a. a. O. 1911, 36, 156 und die dort zitierte Literatur.

der Außenwelt kommt das Zezidozoon erst nach dem Verlassen der Galle in Berührung.

Die *Pontania*-Gallen sind prosoplasmatisch; ihre Struktur ist im wesentlichen radiär, zeigt aber bei den als linsenförmige Blattschwellungen sich entwickelnden Formen auch dorsiventrale Schichtenfolge oft recht deutlich.

g) Lysenchymgallen.

Mit einem neuen Typus der Gallenentwicklung haben die Untersuchungen WEIDELS und W. MAGNUS' ¹⁾ bekannt gemacht: es handelt sich bei ihm um Lösung des Wirtsgewebes unter dem Einfluß der Parasiten und um nachträgliches Einsinken der letzteren in die durch Gewebeverflüssigung entstandene Höhlung. In diese begibt sich das Gallentier (Fig. 140).

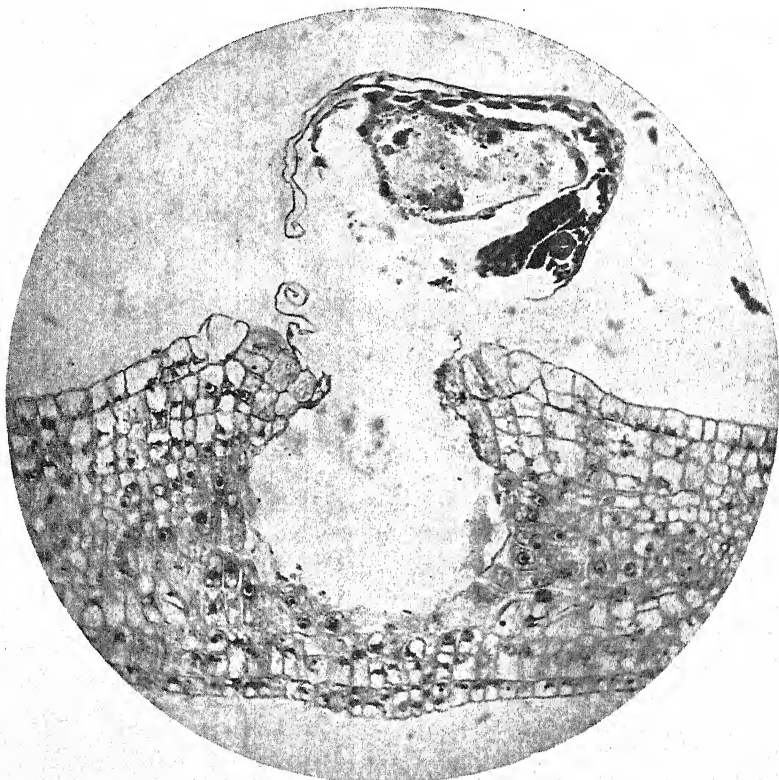


Fig. 140.

Entstehung einer Lysenchymgalle. Bildung der Larvenhöhle durch Geweblösung (*Neuroterus numismalis* auf *Quercus*). Nach WEIDEL-MAGNUS.

Der Eingang schließt sich durch Verwachsung, und die das Lumen der Höhlung umgebenden Zellen liefern durch Wachstum und reichliche Teilungen die Galle.

1) WEIDEL, Beitr. z. Entwicklungsgesch. u. vergleich. Anat. d. Zynipidengallen d. Eiche (Flora 1911, **102**, 279); MAGNUS, W., D. Entstehung d. Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Jena 1914.

MAGNUS nennt das der Lösung anheimfallende Gewebe Lysenchym.

Lysenchymgallen sind nur für die Zynipiden bekannt, haben aber, wie W. MAGNUS gezeigt hat, bei diesen eine sehr weite Verbreitung.

Die Lysenchymgallen sind stets prosoplasmatischer Natur; durch den Grad ihrer Gewebedifferenzierung wie durch die Mannigfaltigkeit ihrer äußeren Form übertreffen sie alle anderen Gallen. Ihre Gewebestruktur ist stets radiär.

Pleomorphismus prosoplasmatischer Gallen.

Obschon den prosoplasmatischen Gallen in allen Fällen eine charakteristische Form eigen bleibt, sind kleine Abweichungen entsprechend den äußeren Verhältnissen nicht selten. Selbstverständlich erscheint, daß die Gallenform von der üblichen abweicht, wenn ungünstige Raumverhältnisse sie in ihrer Entwicklung hemmen; der Fall ist bei denjenigen Gallen häufig,

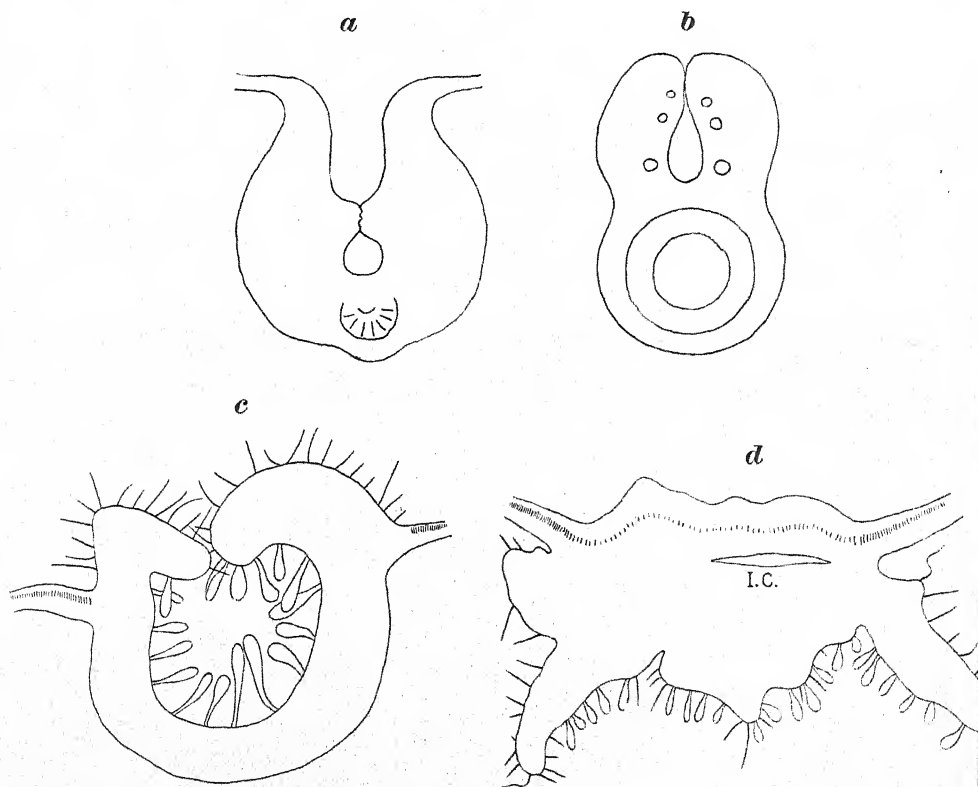


Fig. 141.

Pleomorphismus prosoplasmatischer Gallen. *a* und *b* Durchschnitte durch Umwallungsgallen von *Perrisia fraxini* (auf *Fraxinus*), bei *a* ist die Mittelrippe eines Blättchens infiziert, bei *b* die Blattspindel, rechts und links sind je drei Gefäßbündel sichtbar, *c* und *d* blattbürtige Gallen des *Eriophyes similis* auf *Prunus domestica*, *c* nach Besiedelung der Blattoberseite, *d* nach Besiedelung der Blattunterseite. Die Palisadengewebe sind in Fig. *c* und *d* durch Schraffierung angedeutet, *IC* großer schizogener Interzellularraum.

die auf engem Raum in dicht gedrängten Scharen sich entwickeln (*Neuroterus lenticularis* u. a.) und dabei nicht selten zu umfänglichen Gewebelöcken verschmelzen (*Perrisia corni*); doch bleibt die Entwicklungsgeschichte der Gallen von diesen Faktoren unberührt.

Mehr Bedeutung hat die Tatsache, daß manche von den Gallen, die auf verschiedenen Organen sich zu entwickeln vermögen, auf verschiedenem Substrat verschiedene Form annehmen: *Perrisia fraxini* vermag verschiedene Teile von *Fraxinus*-Blättern zu besiedeln; werden die Mittelrippen der Blättchen infiziert, so entstehen wulstige Blattfalten (Fig. 141 a); werden dagegen die Gallen auf den Blattspindeln angelegt, so schwellen die schmalen Blattflügel der Rhachis zu fleischigen Leisten an, welche die Larvenkammer umschließen¹⁾ (Fig. 141 b).

Selbst auf einem und demselben Organ können grundsätzlich unterschiedene Formen zustande kommen. Infiziert *Eriophyes similis* die Oberseite der Wirtsblätter (Fig. 141 c), so entstehen typische Beuteltgallen mit Mündungswall; siedelt er sich auf der Unterseite derselben Organe an, so resultieren Gebilde ganz anderer Art, die vorzugsweise durch Dickenwachstum des infizierten Areales zustande kommen und einem schüsselförmigen Apothezium vergleichbar sind (Fig. 141 d). Die zweite Gallenform entspricht durch ihre Entwicklungsgeschichte den oben erwähnten Krebsgallen; die Parasiten werden vom Wirtsgewebe in keiner Weise verdeckt.

Zwei Formtypen stellte MOLLIARD²⁾ für die Gallen des *Aulax minor* fest: beide werden im Fruchtknoten des *Papaver rhoeas* gefunden; der eine kommt durch Wucherungen von zwei oder mehr Samenknospen zustande und beeinflusst die Kapselform nur wenig, der andere stellt ein- oder mehrfächerige ansehnliche Gewebmassen dar, welche die Septen beiseite drängen und den Fruchtknoten deformieren.

2. Die Gewebe der histioiden Gallen.

Trotz den vielen Unterschieden, welche die Gallen — und vor allem die prosoplasmatischen — hinsichtlich der Gewebestruktur von den normalen Teilen ihrer Wirtspflanzen trennen, lassen sich im wesentlichen bei diesen doch dieselben Hauptformen der Gewebe unterscheiden wie an jenen; die Deutlichkeit, mit der wir bei den Gallen typische Epidermislagen und Grundgewebmassen ausgebildet und gegeneinander abgesetzt finden, entspricht dem histologischen Bilde normal entwickelter Organe sehr viel mehr als der Bau anderer abnormer Pflanzengewebe — etwa des homogenen oder wenig differenzierten Kallus.

Wenn wir im folgenden von Epidermis und Grundgewebe, primärem und sekundärem Leitbündelgewebe der Gallen sprechen, so soll uns dabei die histologische und topographische Übereinstimmung der verschiedenen Gewebe der Gallen mit den der normalen Pflanzenteile leiten, und von primären Geweben der Gallen soll auch dann die Rede sein, wenn solche sich entwicklungsgeschichtlich nicht in dem Sinne unmittelbar vom Ur-

1) KÜSTER a. a. O. 1911. 135.

2) MOLLIARD, M., La galle de l'*Aulax minor* HARTIG (Rev. gén. de bot. 1921, 33, 273).

meristem ableiten, wie wir es für die primären Gewebe normal entwickelter Pflanzenteile voraussetzen.

a) Epidermis.

Die Gallen von *Biorrhiza pallida* entwickeln sich wie ein abnorm großer Kallus aus der Querschnittsfläche einer Knospe, welche von der Gallenmutter quer durchgesägt worden ist¹⁾; ebensowenig wie typisch entwickelte Kalluswülste hat auch die *pallida*-Galle eine Epidermis.

Selbst Gallen, an deren Aufbau ein typisches Dermatogen beteiligt war, kann eine wohlgekennzeichnete, von den unter ihr liegenden Gewebeschichten deutlich unterschiedene Epidermis abgehen. Die Gewebezapfen z. B., welche als „*Erineum populinum*“ auf den Blättern der Zitterpappel nach Infektion durch *Phyllocoptes populi* entstehen, können aus völlig homogenem Gewebe bestehen, das in der Ausbildung seiner obersten Zellenlage mehr einem Kallus als einem normal behäuteten Pflanzenorgan gleicht²⁾.

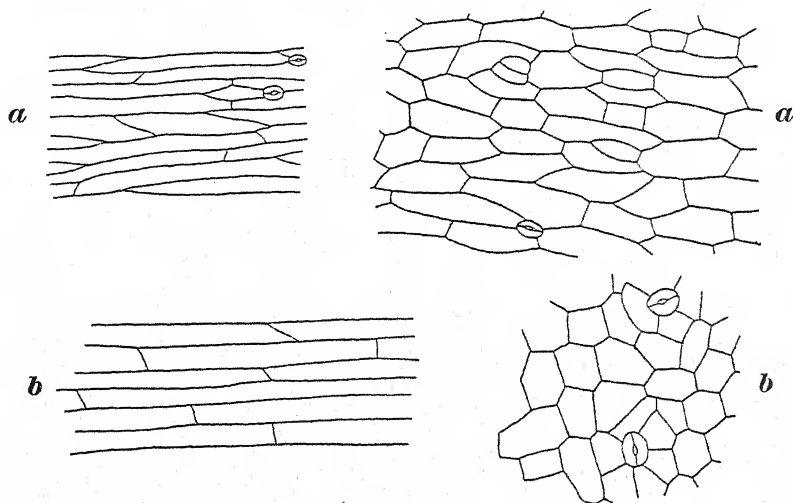


Fig. 142.

Epidermis der Gallen. *a* Epidermis von *Sisymbrium Thalianum*: links normal, rechts abnorm (Stengelgalle des *Ceutorrhynchus atomus*). Die Stomata sind spärlich und bleiben oft unvollkommen. *b* Epidermis von *Potentilla hirta* var. *pedata*: links normal, rechts abnorm (Kokzidengalle), statt gestreckter Zellen erscheinen isodiametrische; Stomata fehlen dem normalen Organ und erscheinen auf den Gallen. Nach HOUARD³⁾.

Im allgemeinen aber sind die Gallen mit einer typischen Epidermis ausgestattet, die entweder von der Epidermis bzw. dem Dermatogen des Mutterorganes sich ableitet oder — bei „freien“ Gallen (s. o. Fig. 128 *a*) — als endogene, vom Grundgewebe sich herleitende Neubildung anzusprechen ist. Allerdings können die Epidermiszellen der Gallen den ihr anliegenden Grundgewebszellen in Größe und Form und Beschaffenheit des Inhalts recht ähnlich werden. In sehr vielen Fällen sind die Epidermen der Gallen großzelliger als die entsprechenden normalen (vgl.

1) BEYERINCK, a. a. O. 1882.

2) KÜSTER, a. a. O. 1911, 206.

3) HOUARD, a. a. O. 1903, 156, 277.

Fig. 142 a). Die Differenzierung der Gallenepidermen bleibt, was die Ausbildung der Stomata betrifft, oft zurück (s. u. S. 211). Doch lassen sich auch Beispiele für das entgegengesetzte Verhalten anführen (vgl. Fig. 142 b). Epidermiswände mit charakteristisch geformten Zellen und verdickten Wänden und mit starker Kutikula finden wir bei vielen prosoplasmatischen

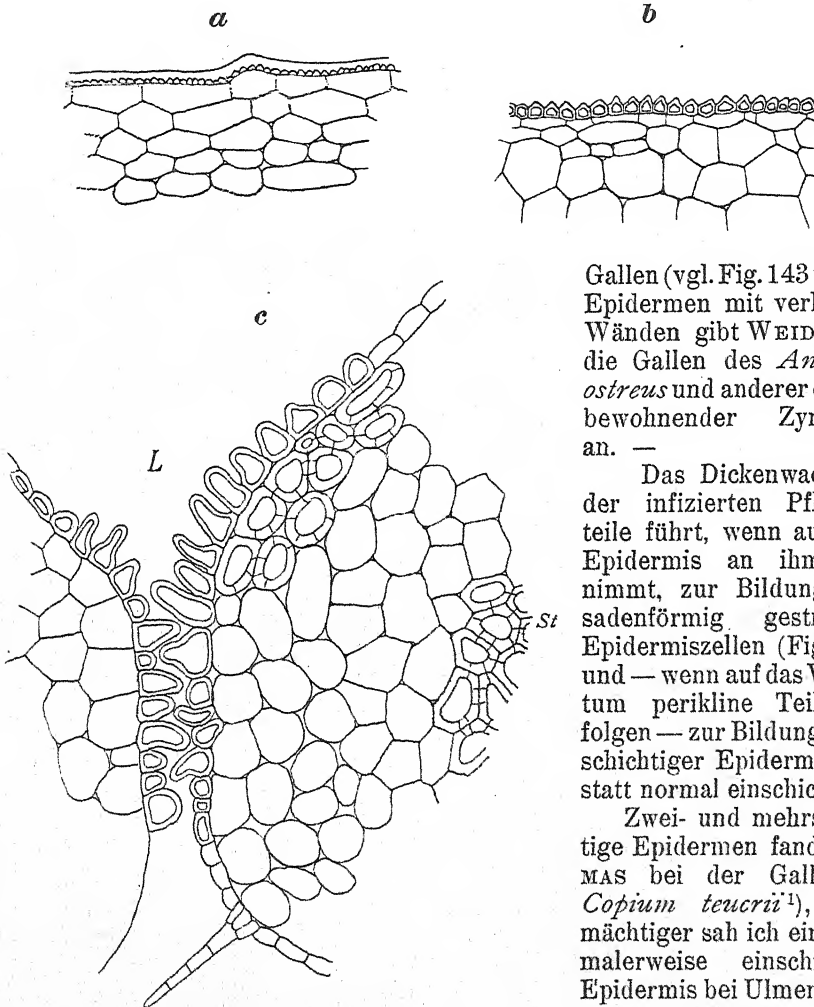


Fig. 143.

Ausbildung einschichtiger Epidermen bei Gallen. a *Pontania salicis* auf *Salix*, b *Dryophanta longiventris* auf *Quercus*, c *Perrisia fraxini* auf *Fraxinus*, L Larvenkammer, St Steinzellen.

Gallen (vgl. Fig. 143 u. 145). Epidermen mit verholzten Wänden gibt WEIDEL für die Gallen des *Andricus ostreus* und anderer eichenbewohnender Zynipiden an. —

Das Dickenwachstum der infizierten Pflanzenteile führt, wenn auch die Epidermis an ihm teilnimmt, zur Bildung palisadenförmig gestreckter Epidermiszellen (Fig. 130) und — wenn auf das Wachstum perikline Teilungen folgen — zur Bildung mehrschichtiger Epidermen anstatt normal einschichtiger.

Zwei- und mehrschichtige Epidermen fand THOMAS bei der Galle des *Copium teucrii*¹⁾, noch mächtiger sah ich eine normalerweise einschichtige Epidermis bei Ulmengallen werden (vgl. Fig. 144).

Die Epidermis kann an den verschiedenen Teilen der Gallen verschiedenen Bau aufweisen. Bei Blattgallen, an deren Aufbau

die ober- und unterseitige Epidermis des Mutterorganes teilnehmen, können die Epidermen der Ober- und Unterseite sich in ähnlichem Sinne unterscheiden

2) THOMAS, FR., Üb. d. Heteropterozezidium v. *Teucrium capitatum* usw. (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1889, 31, 103).

wie unter normalen Verhältnissen; in anderen Fällen können die Unterschiede zwischen beiden auch mehr oder minder vollkommen getilgt erscheinen. Bei Beutel- und Umwallungsgallen kommen die Epidermen der Außen- und Innenfläche unter ungleichartige Entwicklungsbedingungen und nehmen dementsprechend auch verschiedenartige histologische Eigenschaften an: die Epidermen der Außenfläche pflegen aus dickwandigen, nicht sonderlich plasmareichen Zellen zu bestehen und kräftige Behaarung zu entwickeln, während die der Innenfläche zartwandiger bleiben, wasser- und plasmareich werden können, relativ schwach kutikularisiert und spärlich oder gar nicht behaart sind. Spezifische Merkmale gewinnt die innere sukkulente Epidermis im allgemeinen nur durch die Bildung charakteristisch geformter Haare (Fig. 155 a), während für die Kennzeichnung der derben äußeren neben solchen noch die charakteristische Verdickung der Membranen (Fig. 155 a u. b, 161 a) und die Stomata in Betracht kommen.

Bei manchen Umwallungsgallen sind die am Eingangsporus gelegenen Epidermiszellen besonders starkwandig; bei der Galle der *Perrisia fraxini* (an Blättern von *Fraxinus excelsior*) sind sie zu allseits stark verdickten Sklereiden geworden, welche eine Verzahnung der sich berührenden Gewebewülste zustande bringen (Fig. 143 c).

Kutikularepithel im Sinne DAMMS¹⁾ ist mir in besonders stattlicher Ausbildung bei einer *Jacquinia*-Galle (Myrsinaceae), deren Erzeuger nicht bekannt ist, aufgefallen: die Epidermiszellen, die sehr stark kutikularisiert sind, werden beim fortschreitenden Dicken-

wachstum der Galle mehr und mehr ausgezogen und zerreißen schließlich; die Kutikularisierung greift dabei auf die unter der Epidermis liegenden Zellschichten über (Fig. 145)²⁾. Eben solche Prozesse spielen sich wahrscheinlich in weiter Verbreitung da ab, wo Stengel oder Stiele durch Galleninfektion zu anomalem Dickenwachstum angeregt werden: typisches, jedoch nur mäßig starkes Kutikularepithel entwickeln die Gallen des *Pemphigus bursarius* (auf Blattstielen der Pappel) und vermutlich auch andere *P.*-Gallen.

Deutlicher Wachsbelag findet sich z. B. bei den Gallen der *Mikiola fagi* (auf Blättern von *Fagus sylvatica*).

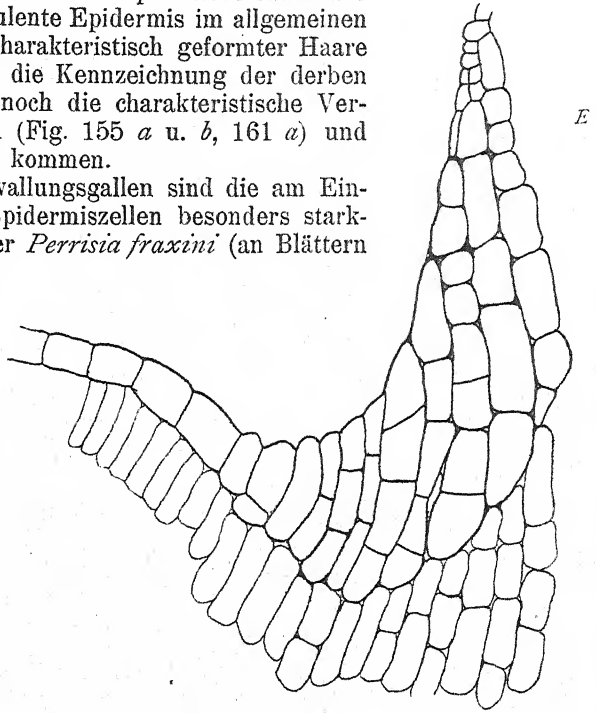


Fig. 144.
Mehrschichtige Epidermis, Galle des *Oligotrophus Lemeei* auf *Ulmus*.

1) DAMM, Üb. d. Bau, die Entwicklungsgesch. u. d. mechan. Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei d. Dikotyl. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1901, 11, 219).

2) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 235, 236.

Die bisher geschilderten Epidermen bestehen aus gleichartig entwickelten Zellen; Anomalien ganz anderer Art kommen dann zustande,

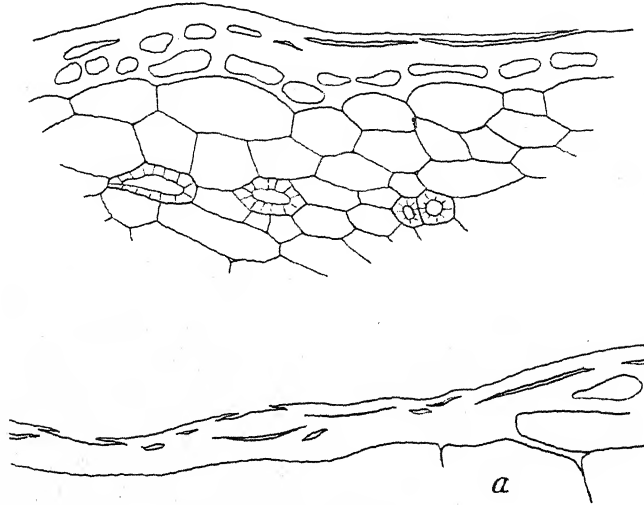


Fig. 145.

Kutikularepithel. Teile aus dem Querschnittsbild der Galle von *Jacquinia Schiedana* MEZ. Die oberflächlichen Zellen zerreißen. Die Wände der tieferen Zellschichten werden verdickt. Bei *a* ist das Übergreifen der Wandverdickung auf tiefere Gewebelagen veranschaulicht.

wenn an der Gallenbildung nur einzelne Epidermiszellen des Wirtes beteiligt sind. Das ist bei vielen *Synchytrium*-Gallen der Fall. Fig. 146

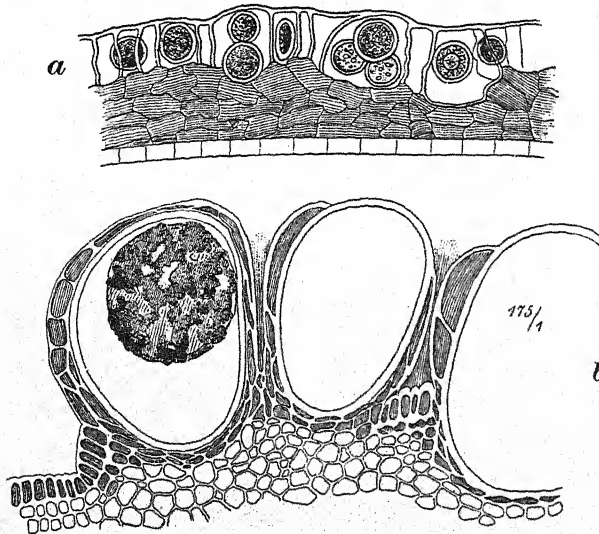


Fig. 146.

Epidermen mit abnorm vergrößerten Zellen. *Synchytrium drabae* auf *Draba aizoides*. Nach LÜDI.

zeigt Querschnitte durch die Blätter von *Draba aizoides*: nach Infektion durch *Synchytrium drabae* sind einzelne Epidermiszellen mächtig herangewachsen: in dem bei *b* gezeigten Falle sind durch Teilung der den Pilzwirtszellen benachbarten Elemente Warzen zustande gekommen, an deren Scheitel die großen Nährzellen liegen¹⁾.

Auf die Wirkung der Synchytrien wird später noch zurückzukommen sein.

Schließzellen.

Von dem Spaltöffnungsapparat der Gallen gilt, daß die Stomata auf diesen im allgemeinen spärlicher sind als auf entsprechenden normalen Teilen der Wirtspflanze, ja ihnen ganz fehlen können, und daß ihre Schließzellen sehr oft funktionsunfähig werden. Funktionsuntüchtig werden sie dadurch, daß einzelne Zellen des Stomas oder beide Zellen absterben,

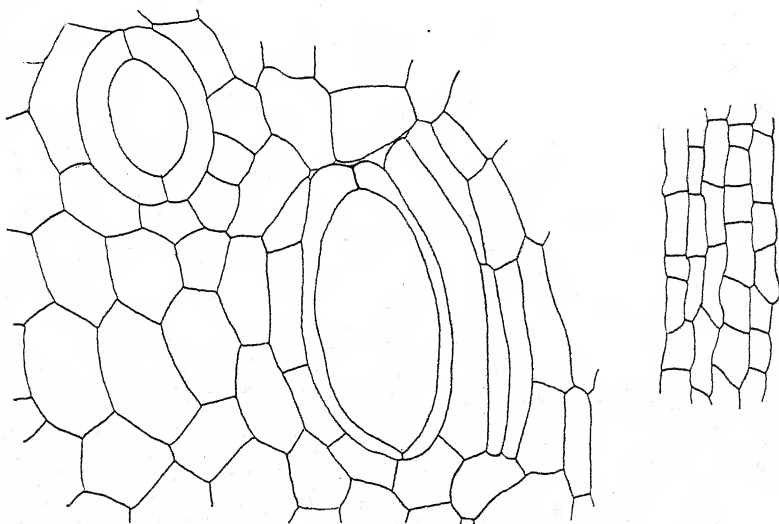


Fig. 147.

Abnorm große Stomata der Galle des *Pemphigus bursarius*; daneben bei gleich starker Vergrößerung die Epidermis des normalen Blattstiels der Pyramidenpappel.

kollabieren und von den benachbarten Zellen schließlich zu schmalen Membranleisten zusammengedrückt werden — oder daß sie stark herangewachsen, sich halbkreisförmig voneinander abspreizen, wie wir es schon bei Besprechung der hyperhydrischen Gewebe zu schildern hatten (s. o. S. 41), und dabei ihre Fähigkeit zum Schließen verlieren. Derartige ständig geöffnete, einen kreisrunden Porus umrahmende Schließzellenpaare sind bei Gallen der verschiedensten Art anzutreffen. Es kann sogar zu einer Fusion der Schließzellen kommen, die die beiden Zellen zu einer ringförmigen vereinigt (*Dryophanta folii* auf *Quercus*²⁾). Abenteuerlich große

1) LÜDI, Beitr. z. Kenntnis d. Chytridiazeeen (Dissert., Bern 1901, Hedwigia 1910, 40, 1); vgl. aber auch BALLY (Zytol. Stud. an Chytridieen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, 50, 95, 115), der die Abstammung der großen Wirtszellen (Fig. 110 b) von der Epidermis in Zweifel zieht.

2) Nach GERTZ, O., Studien öfver Klyföppningarnas morfologi med särskild hänsyn till deras patol. utbildningsformer (Lund's Univers. årsskr., N. F., Avd. 2, 1919, 15, No. 7).

Stomata fand ich auf den Gallen der *Pemphigus bursarius* (auf *Populus pyramidalis*), deren Zellen zuweilen von dem stark wachsenden Gewebe gedehnt, schließlich nur noch als schmale Reifen den mehrere hundert μ weiten Porus umgeben (Fig. 147).

Seltener ist ein dritter Modus des Funktionsverlustes, bei welchem die beiden Schließzellen durch das fortschreitende Wachstum der Galle gewaltsam voneinander abgerissen werden (*Pontania proxima* auf *Salix*, *Ustilago maydis* auf *Zea mays*)¹⁾. Bei den Gallen der *Trioza alacris* schließlich (auf *Laurus nobilis*) werden die Spaltöffnungen der Blattunterseite durch Umwallung seitens der benachbarten Epidermiszellen funktionsunfähig gemacht (Fig. 148); zuweilen bleibt die Umwallung des Stomas unvollkommen — alsdann zeigt sich im Flächenbild über den Spaltöffnungen ein kleiner, von den Papillen der Epidermis gebildeter Schacht, an dessen Grunde bei tiefer Einstellung die Schließzellen wahrnehmbar sind (Fig. 148 b). Ähnliches hat GERTZ für die Gallen der *Trichopsylla Walckeri* (auf *Rhamnus cathartica*) angegeben.

Störungen in der Entwicklung der Spaltöffnungen führen zu mannigfaltigen Anomalien, die sich auf dem nämlichen Gallenindividuum

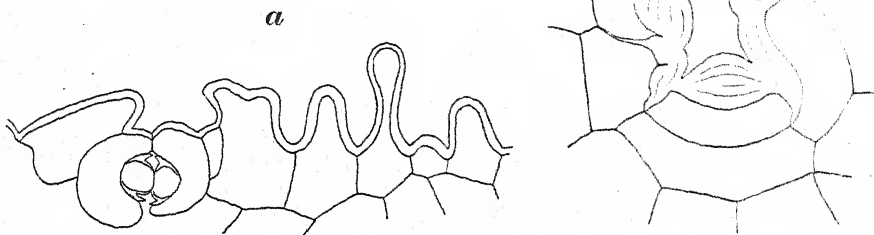


Fig. 148.

Umwallte Spaltöffnungen (*Trioza alacris* auf *Laurus nobilis*). a Vollkommene Umwallung (Querschnitt), b unvollkommene Umwallung (Flächenschnitt); starke Membranverdickung der den Stomaschacht begrenzenden Epidermispapillen.

in bunter Mischung nebeneinander finden können. Bei den Gallen der *Pontania proxima* (auf *Salix*) können aus einer Mutterzelle mehrere Stomata hervorgehen, die bald mit den Längswänden aneinander liegen, bald mit ihren Spalten senkrecht zueinander orientiert sind (Fig. 149), bald durch Epidermiszellen anderer Art voneinander getrennt sein können; entweder beide Zellen des Stoma oder nur eine von ihnen kann Querteilung erfahren, so daß drei- oder vierzellige Spaltöffnungsapparate resultieren. Ganz ähnliche Anomalien hat v. GUTTENBERG (a. a. O.) für die Gallen des Beulenbrands (*Ustilago maydis* auf *Zea mays*) beschrieben. GERTZ (a. a. O.) hat die Mannigfaltigkeit der an Gallen beobachteten Schließzellenanomalien übersichtlich geschildert; neben den bereits erwähnten beschreibt GERTZ für zahlreiche Gallen noch asymmetrische Stomata, die dadurch zustande kommen, daß eine Verschiebung der beiden Schließzellen erfolgt oder die beiden Zellen zu ungleicher Länge heranwachsen (vgl. auch Fig. 72), und Stomata, bei welchen nur eine Schließzelle sich entwickelt. Alle diese

1) v. GUTTENBERG, a. a. O. 1905.

Anomalien sind keineswegs spezifisch für eine bestimmte Gallenform, vielmehr treten — namentlich an schnell heranwachsenden saftreichen Gallen — die verschiedensten Mißbildungen regellos nebeneinander auf.

Über die geringe Zahl, in welcher die Stomata auf den Gallen erscheinen, kann man sich namentlich in denjenigen Fällen leicht informieren, in welchen sich die Stomata auf deutlich sichtbaren Gewebehöckern finden (*Dryophanta folii* auf *Quercus* u. a.) oder durch anthozyanhaltige Nachbarschaft sich auffällig machen (*Biorrhiza renum* auf *Quercus* u. a.). Die Dichtigkeit der Stomata gehört übrigens nicht immer zu den spezifischen Merkmalen bestimmter Gallenformen: bei den Gallen der bereits erwähnten

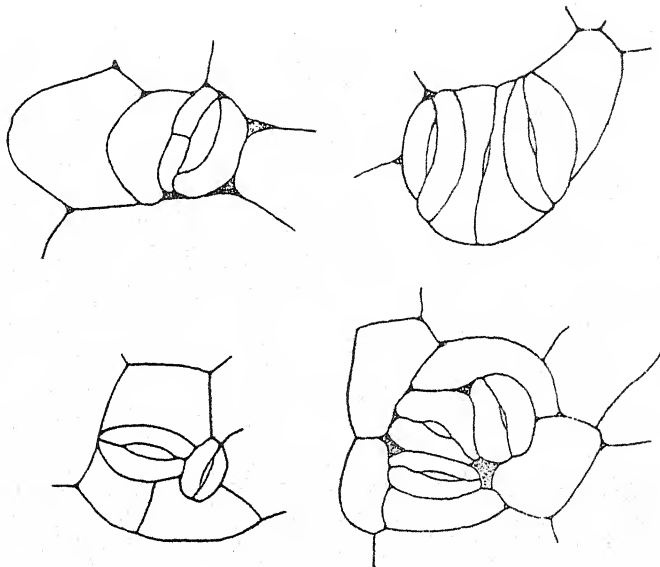


Fig. 149.

Anomalien in der Entwicklung des Spaltöffnungsapparates (*Pontania proxima* auf *Salix*). Schließzellengruppen verschiedener Art; dreizelliges Stoma.

Pontania proxima sind sie zuweilen in ansehnlicher Menge beieinander zu finden, in anderen Fällen nur ganz vereinzelt, so daß eine Galle mit zwei oder drei Spaltöffnungen auszukommen hat; schließlich können die Stomata sogar gänzlich fehlen.

Weitere Beispiele für schließzellenfreie Gallenepidermen ließen sich aus der Reihe der Myko- und Zooezidien erbringen¹⁾. —

Bei den Gallen der *Schizoneura lanuginosa* (auf Blättern von *Ulmus*) finden sich Spaltöffnungen nicht nur auf der der Blattunterseite entsprechenden Innenfläche, sondern auch auf der der Blattoberseite entsprechenden Außenfläche, obwohl die normale Oberseite der Ulmenblätter frei von Spaltöffnungen ist²⁾. Ähnliche Beobachtungen machte v. GUTTENBERG (a. a. O.): an der Fruchttinnenwand von *Capsella bursa pastoris* und *Alnus*

1) Abbildung z. B. bei HOUARD, Rech. anat. s. l. cecides foliaires marginales (Marcellia 1913, 12, 124, 130).

2) FRANK, Krankh. d. Pflanzen, 2. Auf., 1896, 3, 159, 160.

incana treten nach Infektion durch *Albugo candida* bzw. *Exoascus amentorum* Spaltöffnungen auf, während sie bei normaler Entwicklung jenen Teilen fehlen.

Trichome.

Abnorm kräftige Haarentwicklung spielt bei Gallen der verschiedensten Art eine große Rolle: reich an Haaren sind namentlich die Milben-gallen, in geringerem Maße die Gallen der Dipteren, Hymenopteren und Aphiden; unter den Mykozevidien zeichnen sich manche *Synchytrium*-Gallen durch Behaarung aus. Alle oberirdischen Teile der Gallenwirte sind zur anomalen Haarbildung gleichermaßen befähigt. Selbst an den Innenwandungen der Fruchtknoten und auf Samenanlagen können Haare erscheinen (einfache und Köpfchenhaare bei *Lonicera periclymenum* nach Infektion durch *Siphocoryne xylostei*), wenn der Gallenreiz dem Gynäceum die Charaktere vegetativer Organe zu geben anfängt¹⁾.

Umgekehrt können — allerdings geschieht es nur selten — die Haare durch den Gallenreiz in ihrer Entwicklung gehemmt werden. THOMAS²⁾ beschreibt die Galle des *Copium teucrii* (auf *Teucrium capitatum*), auf der sich von den normalen Haarformen des Wirtes nur die kleinen Drüsenhaare entwickeln — offenbar deswegen, weil nur ihre Bildung mit der der Galle zeitlich zusammenfällt (nach THOMAS). —

Die Haare, welche wir auf den Epidermen der Gallen finden, gleichen entweder im wesentlichen denjenigen, welche auch die entsprechenden normalen Wirtsorgane tragen, so daß der Unterschied in der Behaarung dieser und jener nur in der abnormen Dichtigkeit der Gallenbehaarung liegt (*Aulacidea hieracii* auf *Hieracium umbellatum*, *Eriophyes tristriatus* var. *erinea* auf *Juglans*³⁾ usw.) — oder die normalen Haare werden in irgendeiner Weise durch den Gallenreiz in ihrer Ausgestaltung beeinflusst, so daß sie auch qualitativ von den normalen sich mehr oder minder deutlich unterscheiden — oder es stellen schließlich die Haare der Gallen Neubildungen dar, d. h. sie entstehen auf Epidermen, die normalerweise kahl sind, oder unterscheiden sich in ihrer Art durchaus von den normalen oder entstehen gar auf den erst während der Gallenbildung sich entwickelnden Epidermen „freier“ Gallen (s. o. Fig. 131).

Beispiele für die Modifikation bestimmter Trichomformen durch den Gallenreiz ließen sich in großer Zahl erbringen.

Befremdlich durch ihre Mannigfaltigkeit in Form und Größe wirken die Drüsenhaare auf den von *Perrisia persicariae* infizierten Blättern von *Polygonum persicaria*⁴⁾. Vollends die Haare der auf *Broussaisia* erzeugten Gallen⁵⁾ gleichen in ihren willkürlich proliferierenden Formen durchaus den nach Trauma entstandenen Wund- und Kallushaaren, von welchen oben (vgl. Fig. 61) die Rede war.

1) DIELS, L., D. Formbildungsprozeß bei d. Blütenzevidie v. *Lonicera* Untergatt. *Periclymenum* (Flora 1913, 105, 184, 196).

2) THOMAS, FR., Üb. d. Heteropterozevidium v. *Teucrium capitatum* u. a. T.-Arten (Abh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1889, 31, 103). — Vergrößerung der Epidermiszellen zu Papillen ohne Haarbildung beschreibt HOUARD für *Erica arborea* (a. a. O. 1916).

3) KÜSTER, a. a. O. 1911, 216.

4) KÜSTER, a. a. O. 1911, 217. Mit ähnlich gesetzlos gestalteten Gallenhaaren macht ZWEIFELT bekannt (a. a. O. 1917, 440; *Fraxinus*).

5) DOCTERS VAN LEEUWEN, W., A mite-gall on *Broussaisia arguta* GAUD. occurring in the Sandwich islands (Marcellia 1920, 19, 58).

In anderen Fällen lassen die Haare der Gallen trotz weitgehenden Abweichungen von der normalen doch wohlgezeichnete eigene Form erkennen.

Sehr merkwürdig ist die Filzgalle, welche RÜBSAAMEN¹⁾ auf *Phlomis samia* fand: die Blätter der Wirtspflanze sind ausgebeult und in den Konkavitäten mit dicht gedrängten Büschelhaaren besetzt, deren Fußteil mächtig verlängert ist, so daß die abnormen Haare von den entsprechenden normalen sich ähnlich unterscheiden wie etiolierte Sprosse von normalen (vgl. Fig. 150). Ähnlich wirkt *Eriophyes hippophaënus* auf die Schildhaare von *Hippophaë rhamnoides*.

Große Mannigfaltigkeit lassen diejenigen Haare erkennen, die wir vorhin als Neubildungen bezeichneten.

Von dem Wachstum, zu welchem manche Synchytrien die von ihnen infizierten Epidermiszellen ihres Wirtes anzuregen imstande sind, war bereits die Rede: nehmen hauptsächlich die Außenwände der Wirtszellen an dem Wachstum teil, so entstehen Papillen oder kräftige Haare der verschiedensten Form.

Synchytrium myosotidis läßt die von ihm infizierten und dauernd bewohnten Epidermiszellen zu plumpen kurzen Haaren werden (Fig. 151 a); dichte Rasen erzeugt *S. papillatum* auf *Erodium cicutarium*: die einzelligen Gallen, welche dieser Parasit hervorruft, sind trotz ihrem geringen

Umfange komplizierte Gebilde, die auf schlankem Fuß einen stark verbreiterten, gelappten Kopf tragen; ihre Membran ist im allgemeinen dick,

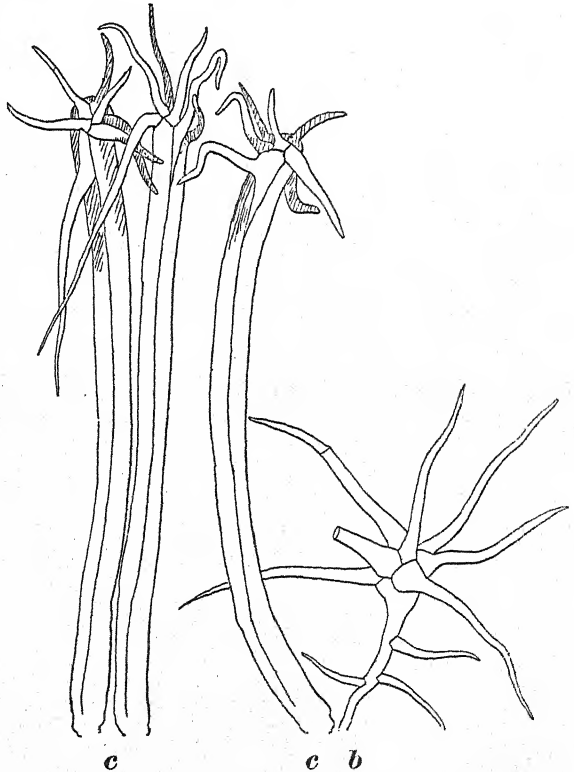
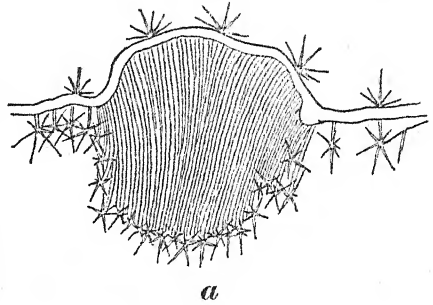


Fig. 150.

Deformation von Trichomen durch Gallenreiz (Filzgalle auf *Phlomis samia*). a Querschnitt durch die Blattgalle, b normales Haar, c deformierte Haare.

Nach RÜBSAAMEN.

1) RÜBSAAMEN, Üb. Zoozevidien v. d. Balkanhalbinsel (Illustr. Zeitschr. f. Entom. 1900, 5, 177).

hat aber unten eine dünne ringförmige Zone, an der zur Zeit der Reife die Zelle durchbricht, und die Galle sich ablöst¹⁾ — (vgl. Fig. 151 *b*).

Die folgenden Abbildungen veranschaulichen Neubildung charakteristisch geformter Haare nach Infektion durch tierische Parasiten (Eriophyiden).

Erineumgallen mit papillenförmigen Elementen sind selten. Natürlich machen auch die schlauchförmig hypertrophierten Zellen ein papillen-

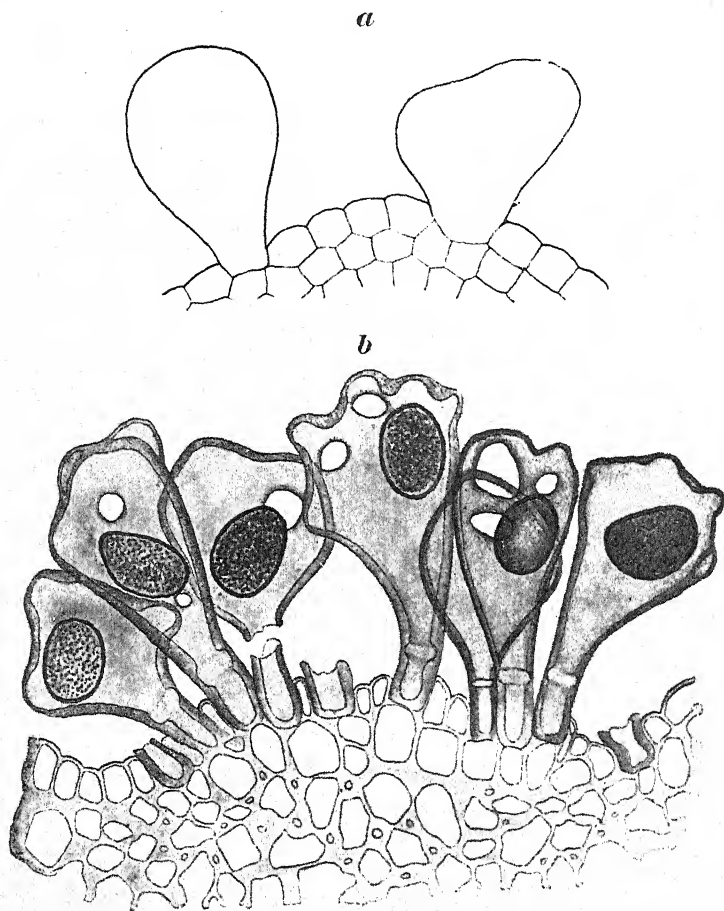


Fig. 151.

Haarbildung nach Pilzinfektion. *a* *Synchytrium myosotidis* auf *Myosotis*; nach SCHRÖTER. *b* *S. papillatum* auf *Erodium cicutarium*; nach P. MAGNUS.

ähnliches Anfangsstadium durch, auch sieht man am Rand der Erineumrasen das Wachstum der einzelnen Elemente zuweilen auf dem Stadium der Papille dauernd verharren; aber nur selten setzen sich ausgebildete Rasen durchweg aus papillenförmigen Elementen zusammen. Ein Beispiel

¹⁾ MAGNUS, P., Üb. *Synchytrium papillatum* FARL. (Ber. d. D. bot. Ges. 1893, 11, 538).

ist in Fig. 152 abgebildet. Bei *a* ist ein Stück des Halmes von *Stipa pennata* dargestellt, der nach Infektion durch *Tarsonemus* seine Epidermiszellen zu kurzen, blasen- oder papillenförmigen Trichomen hat werden lassen ¹⁾.

Ähnliche Papillen erzeugt *Tarsonemus* wohl auch an anderen Gramineen (*Stipa capillata*, *Triticum repens*).

In der Mehrzahl der Fälle bestehen die Erineumrasen aus schlanken, zylindrischen, oben und unten gleich weiten Haaren mit abgerundeter Spitze. Auf den Blättern von *Alnus*, *Tilia*, *Fagus* und anderen Bäumen treten die Rasen ober- oder unterseits, seltener auf korrespondierenden Arealen beider Blattflächen auf (vgl. Fig. 153). Sie bilden außerordentlich dichte Filze, da an der infizierten Blattstelle, wie die Abbildung

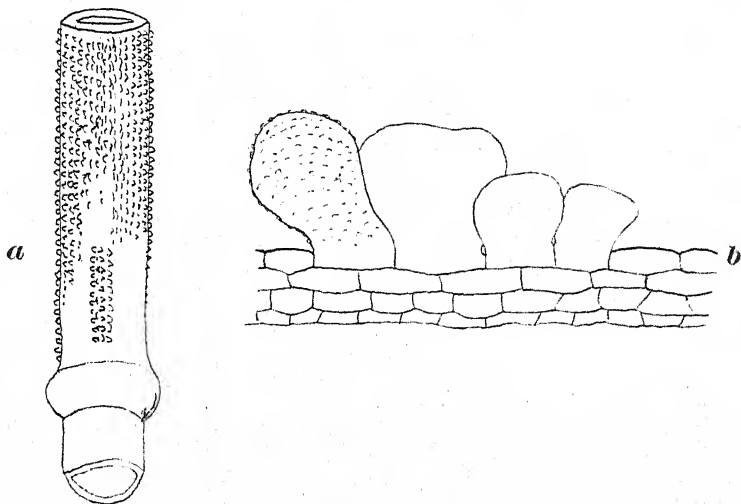


Fig. 152.

Erineumgallen mit papillenförmigen Elementen. *a* Stück eines Halmes von *Stipa pennata*, von *Tarsonemus Canestrinii* infiziert, *b* einige Epidermiszellen bei stärkerer Vergrößerung. Nach MASSALONGO.

zeigt, die Epidermiszellen sämtlich oder doch fast sämtlich zu Haaren auswachsen.

Die nichtzylindrischen Haare, wie sie auf Blättern von *Prunus padus*, *Betula*, *Acer* u. a. auftreten, zeigen bei den verschiedenen Erineumgallen verschiedene Formen. Entweder es handelt sich um Haare mit schlankem Fuß, die nach oben immer breiter werden und mit einer abgerundeten Spitze enden (Fig. 134), oder um solche mit scharf abgesetztem kugeligem oder walzenförmigem oder mit flachem und pilzhutförmigem Kopfteil (vgl. Fig. 154), oder sie sind an ihrem Kopfteil vertieft und daher becherförmig gestaltet. Macht sich Neigung zur Verzweigung geltend, so entstehen gelappte Formen. Aus sehr seltsamen Haargebilden, die bei ihrer Verzweigung sich traubenartig gliedern und die größte Mannigfaltigkeit untereinander erkennen lassen, besteht ein Erineum der *Alnus*-Arten,

1) MASSALONGO, Intorno all' acarococcidio della *Stipa pennata* L., causato dal *Tarsonemus Canestrinii* (N. Giorn. Bot. Ital. 1897, N. S., 4, 103).

das auf der Unterseite der Blätter einen krümeligen Belag zustande kommen läßt. In Fig. 154 sind einige Haare dieses Erineums dargestellt. — Im Gegensatz zu den Erineumgallen mit schlanken, zylindrischen Haaren lassen die Formen mit keuligen und pilzhutförmigen Elementen, wie FRANK gezeigt hat¹⁾, immer nur vereinzelte Epidermiszellen sich hypertrophisch umgestalten. Bei dichtem Stand der Haare berühren sich ihre Köpfe vielfach, platten sich aneinander ab und verzahnen sich mit ihren kurzen Aussackungen ineinander.

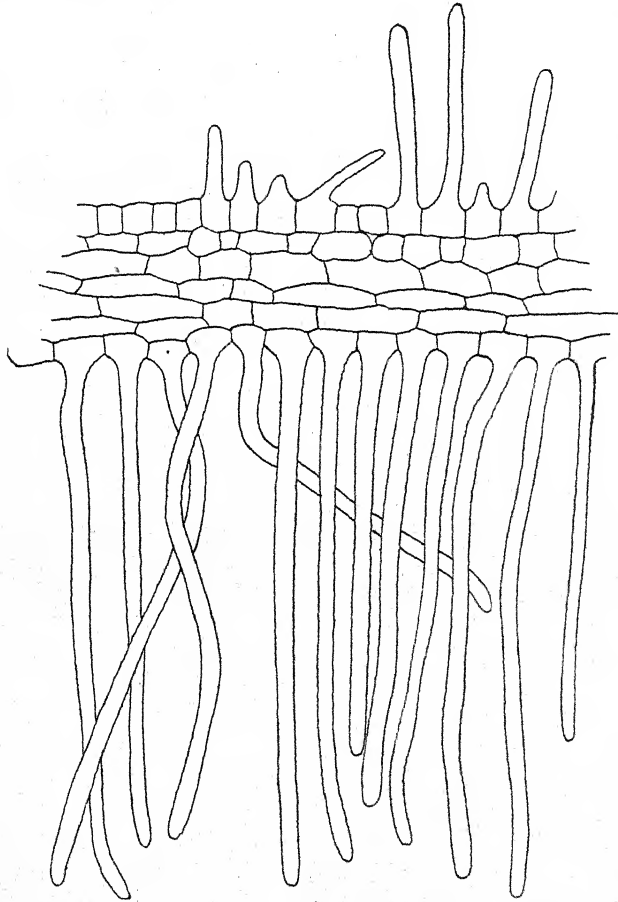


Fig. 153.

Erineumgalle mit zylindrischen Haaren. Querschnitt durch ein erineumtragendes Blatt der Linde, auf beiden Seiten sind die Epidermiszellen zu langen zylindrischen Schläuchen ausgewachsen.

Von ähnlich gestalteten hyperhydrischen Geweben unterscheiden sich die Erineumhaarrasen durch ihren Eiweißreichtum, durch die zuweilen große Zahl ihrer umfänglichen, substanzreichen Kerne²⁾ und namentlich durch die derben Zellmembranen.

1) FRANK, Krankh. d. Pfl., 2. Aufl., 1896, 3, 46.

2) KÜSTER, Üb. d. Gallen d. Pfl. Neue Resultate u. Streitfragen d. allg. Zeziologie (ABDERHALDENS Fortschr. d. naturwiss. Forschung 1913, 3, 115, 134 ff.).

Die Vakuole der Haarzellen enthält oft roten Farbstoff (*Tilia*, *Alnus* u. a.). Die Erineumrasen der Blutbuche haben einen leuchtend rosenroten Ton. Bei *Acer*, *Vitis* u. a. kommen geringe Mengen von Chlorophyll zur Entwicklung. Auffallend sind die keulenförmigen Haare eines Ahornerineums, in welchen große Mengen von Stärkekörnchen zur Ablagerung kommen, oder eine geringere Anzahl vielfach zusammengesetzter Stärkekörner gleich Mosaiksteinen nebeneinander liegen und das Lumen der Zelle füllen; in anderen Haaren derselben Erineumform findet man statt der Stärke fettes Öl, das in stattlichen Menisken das Haarlumen in Anspruch nimmt oder die ganze Zelle zu einem gefüllten Ölschlauch werden läßt.

Die Verdickung der Membran ist bei den einfachen zylindrischen Formen weniger auffällig als bei den keulig geschwollenen. Besonders die nach außen gewandten Teile der Haut werden oft sehr dick. Verdickt und

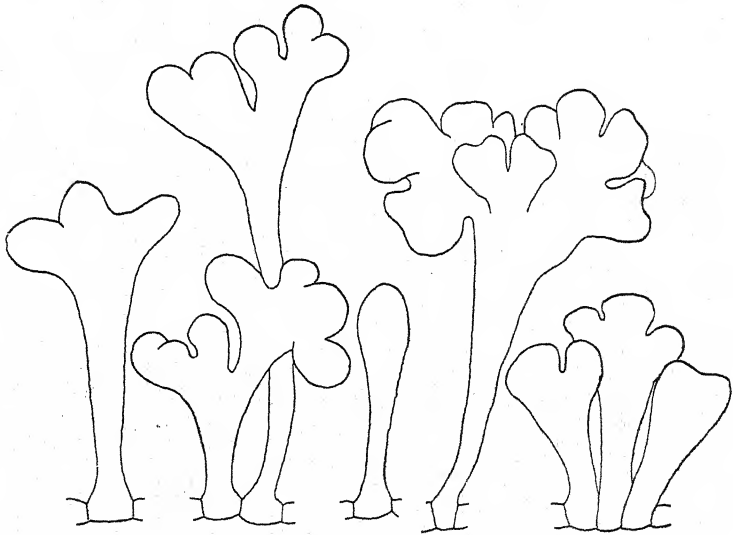


Fig. 154.

Erineumgallen mit keulenförmigen und hutpilzförmigen Haaren von *Alnus latifolia* (*Eriophyes brevitarisus*).

getüpfelt sind ferner oft auch die im Gewebeverband der Epidermis befindlichen Seiten- und Innenwände der Epidermiszellen, die zu Erineumschläuchen ausgewachsen sind. Ähnliche Veränderungen treten zuweilen an den Stellen auf, an welchen die Erineumhaare einander berühren: nach FRANK können die schlanken Haare des Lindenerineums („*Erineum tiliae*“) an den Kontaktstellen miteinander verwachsen und korrespondierende Tüpfel ausbilden, ähnlich wie die Thyllen, die innerhalb eines Gefäßlumens sich berühren (S. 103).

Bei Beutel- und Umwallungsgallen ist die Behaarung oft innen und außen verschieden entwickelt; die Unterschiede entsprechen dabei im wesentlichen den bereits vorher für die äußeren und inneren Epidermen erwähnten (S. 199).

Fig. 155 a zeigt einen Teil des Querschnittes durch eine Galle, bei welcher der Unterschied zwischen den Haaren der Außen- und Innenfläche

besonders auffällig ist (*Eriophyes similis* auf *Prunus spinosa*): die Außenseite trägt spitze, borstenartige, dickwandige, plasmaarme Haare, die

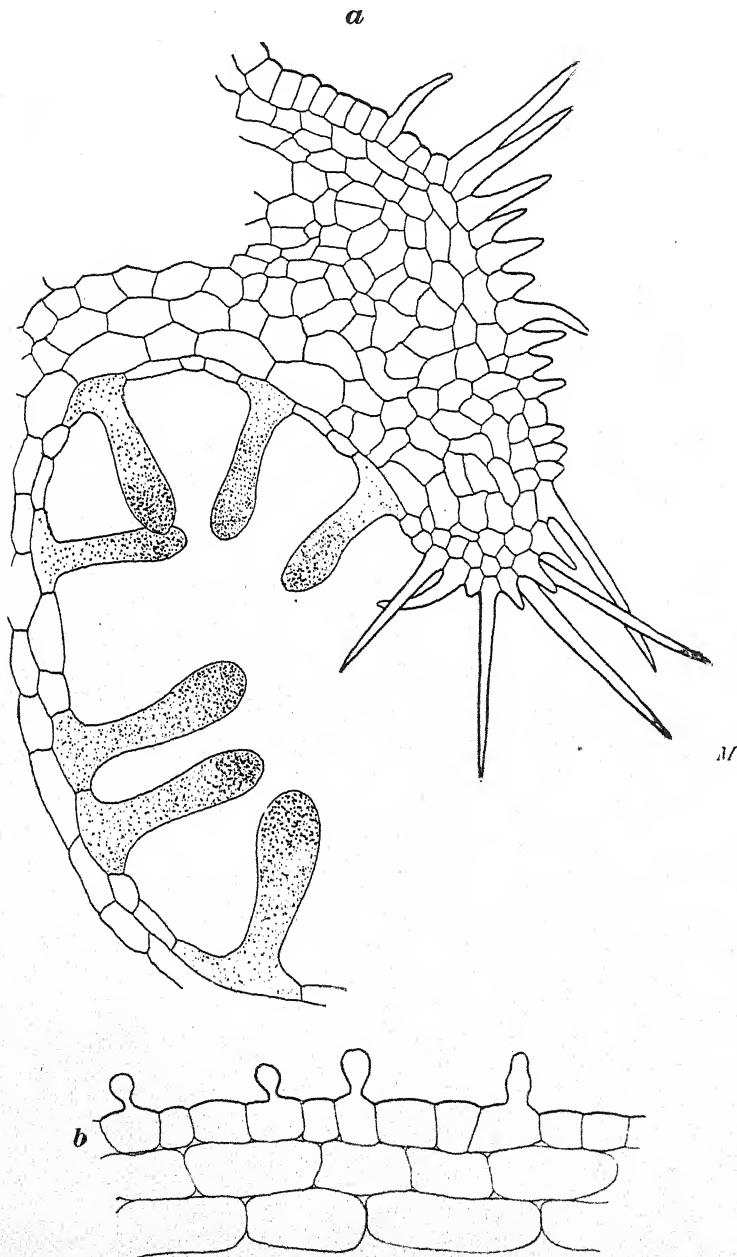


Fig. 155.

Haare aus Beutelgallen. *a* *Eriophyes similis* auf *Prunus spinosa*; an der Außenseite spitze Borstenhaare, an der Innenseite dünnwandige, gerundete Nährhaare. *M* der Rand des Mündungswalles (vgl. Fig. 141c). *b* Haare von der Innenseite der Galle von *Tetraneura compressa* auf *Ulmus effusa*.

namentlich am Eingang zum Beutellinnern besonders kräftig entwickelt sein können, während innen kurze, breite, dünnwandige, außerordentlich plasmareiche Haare mit gerundeter Spitze sich finden. Mit Rücksicht auf die Bedeutung dieser Haare für die Ernährung der Gallentiere wollen wir sie als Nährhaare bezeichnen; sie sind bei Milbengallen weit verbreitet.

Charakteristisch gestaltete Haarneubildungen finden sich auch in vielen der von Aphiden oder Dipteren erzeugten Beutel- und Umwallungsgallen; zierliche Drehselbform haben oft die Haare der Gallen von *Tetraneura compressa* (auf *Ulmus effusa*, vgl. Fig. 155 *b*); ganz kurze dickwandige und unregelmäßiggestaltete entstehen auf der Innenseite der Gallen von *Ferrisia ulmariae* (auf *Spiraea ulmaria*¹⁾ u. dgl. mehr. —

Die bisher behandelten Trichome erheben sich aus Epidermen, die sich entwicklungs-geschichtlich vom normalen Dermatogen herleiten.

Freie Gallen entwickeln auf ihrer Epidermis nicht nur Stomata, sondern sehr oft auch Haare, die ebenso ihres Ursprungs wie ihrer neuartigen morphologischen Qualitäten wegen als Neubildungen angesprochen werden müssen.

Die Haare der Galle des *Oligotrophus annulipes* (auf

Fagus) entwickeln sich aus den herangewachsenen segmentierten Palisadenzellen des infizierten Blattes (vgl. Fig. 131)²⁾ zu langen einzelligen Gebilden; die Gallen des *Neuroterus lenticularis* (auf *Quercus*) sind mit vielarmigen dickwandigen Sternhaaren, die des *N. numismalis* (auf *Quercus*) mit sensenförmigen oder zweiarmigen, regelmäßig radial gerichteten Haaren (Fig. 156 *a* bis *c*) bedeckt. Drüsenhaare, welche die Oberfläche mancher

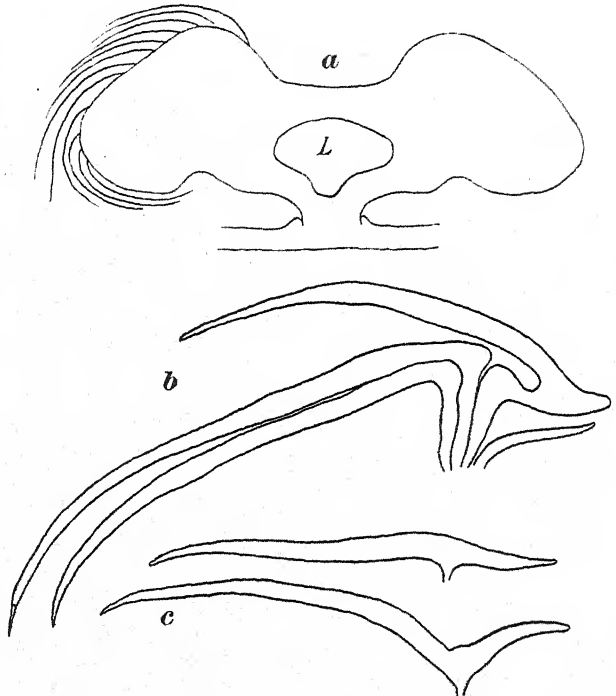


Fig. 156.

Haare einer freien Galle (*Neuroterus numismalis* auf *Quercus*). *a* Querschnitt durch die Galle (*L* Larvenhöhle), *b* und *c* einzelne Haare; bei *b* sensenförmig gebogene, bei *c* zweiarmige Haare verschiedener Art.

1) Vgl. KÜSTER, a. a. O. 1911, 222.

2) Vgl. KÜSTER, a. a. O. 1911, 223.

Gallen mit einer lackartigen Schicht überziehen können, finden sich bei den Produkten des *Cynips calicis*, *C. Mayri* (beide auf *Quercus*) u. a.¹⁾.

b) Grundgewebe.

Das Grundgewebe der Gallen zeigt hinsichtlich seiner Differenzierung alle möglichen Übergänge zwischen völlig homogenen oder nahezu undifferenzierten Gewebemassen (Fig. 129) und reich differenzierten Schichtenfolgen, deren Kompliziertheit das, was den Geweben des normalen Mutterbodens an Differenzierungen erreichbar ist, bei weitem hinter sich läßt. Voluminöse Massivs unvollkommen differenzierten oder völlig undifferenzierten Gewebes finden wir namentlich bei den Pilz-²⁾ und überhaupt bei vielen kataplasmatischen Gallen; durch die Mannigfaltigkeit ihrer wohl-differenzierten Schichten übertreffen die durch Dickenwachstum entstandenen prosoplasmatischen Gallen die durch Flächenwachstum entstandenen — und die von den Zynipiden erzeugten Lysenchymgallen alle anderen.

Eine Beschränkung in der Ausbildung der Gallengrundgewebe liegt andererseits darin, daß sie fast durchweg parenchymatisch sind; prosenchymatische Elemente sind nur für ganz wenige Gallen bisher bekannt.

Mechanische Gewebe.

Mechanische, d. h. dickwandige Zellen, deren Wände die Holzreaktionen geben, sind bei den durch Dickenwachstum entstandenen prosoplasmatischen Gallen weit verbreitet; sie fehlen den Filzgallen, den „Pocken“ des Birnbaums, den einheimischen, durch Flächenwachstum entstehenden Beutellgallen, den meisten Blattrandrollungen, ferner den Spirallockengallen des *Pemphigus spirotheca* und den Produkten anderer *Pemphigus*-Arten (auf *Populus*), den *Pontania*-Gallen (auf *Salix*), den Gallen der *Pediaspis aceris* (auf *Acer*) u. a. Die Mykozezidien sind stets frei von mechanischem Gewebe, nur die Galle der *Ustilago grewiae* macht eine Ausnahme³⁾.

Die Verteilung des mechanischen Gewebes im Gewebekörper der Gallen folgt verschiedenen Typen und läßt den Unterschied zwischen dorsiventralen und radiären Gallen oft sehr deutlich werden.

Für diese wie für jene gilt, daß überall da, wo mechanische Zellen zu einem zusammenhängenden mechanischen Mantel sich vereinigen, dieser die Gallentiere mehr oder minder vollkommen umhüllt.

Von der mechanischen Gewebeplatte, welche auf der Unterseite der Gallen des *Oligotrophus annulipes* (auf *Fagus*) sich entwickelt und die

1) Vgl. TROTTER, Contributo alla conoscenza del sistema secretore in alcuni tessuti prosoplastici (Ann. di bot. 1903, 1).

2) Vgl. besonders WORONIN, *Exobasidium vaccinii* (Verh. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. 1867, 4, 397); WAKKER, Unters. üb. d. Einfl. paras. Pilze auf ihre Nährpflanze. Versuch einer path. Anat. d. Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, 24, 499); FENTZLING, Morph. u. anat. Unters. d. Veränderungen, welche bei einigen Pflanzen durch Rostpilze hervorgerufen werden, Diss., Freiburg i. Br. 1892; PÉGLION, Studi anatom. d. alcune ipertrofie indotte dal *Cystopus candidus* in alcuni organi di *Raphanus raphanistrum* (Riv. pat. veg. 1892, 1, 265); SPROHMEYER, O., Anat. Unters. d. durch Ustilagineen hervorgeruf. Mißbildungen, Diss., Erlangen 1896; GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, S. la mycoécidies du *Roestelia* (Rev. gén. de Bot. 1898, 10, 225); v. GUTTENBERG, a. a. O. 1905.

3) Nach TROTTER, Sulla struttura istol. di un micocécidio prosoplastico (Malpighia 1905, 19, 456).

jugendlichen Stadien der Gallen deutlich dorsiventral macht, war schon oben die Rede (vgl. Fig. 131). Dorsiventralen Bau haben die mit mechanischem Gewebe ausgestatteten Gallen des *Pemphigus semilunarius* auf *Pistacia* (Fig. 157 *g*) u. a.

Bei typisch radiär gebauten Gallen schließt das gesamte mechanische Gewebematerial meist zu einer hohlkugelähnlichen oder anders gestalteten, die Larvenhöhle umgebenden Schicht zusammen, deren Form im wesentlichen die der Galle wiederholt (Fig. 157 *a*, *b*, *e* u. a.).

Entweder der mechanische Mantel liegt nahe an der Oberfläche der Gallen, von der ihn nur eine oder wenige Zellenlagen trennen — oder verhältnismäßig tief und von vielen Schichten weichen Parenchyms überlagert.

Fälle, in welchen zwei konzentrisch gelagerte mechanische Mäntel die Larvenhöhle umschalen (Fig. 157 *e* und *i*), sind gar nicht selten. Von ihnen ist der äußere zuweilen unvollständig und nur als kalottenähnliches Gewebemassiv entwickelt (Fig. 157 *d* und 158).

Schließlich kann der mechanische Mantel seine Kontinuität verlieren und in zwei getrennten Stücken die Larvenhöhle umgeben (Fig. 157 *h*); Fälle dieser Art verdienen namentlich dann unser besonderes Interesse, wenn die Doppelteiligkeit der mechanischen Gewebemäntel mit dem späteren spontanen Öffnen der Gallen zusammenhängt. Ein solches wird in

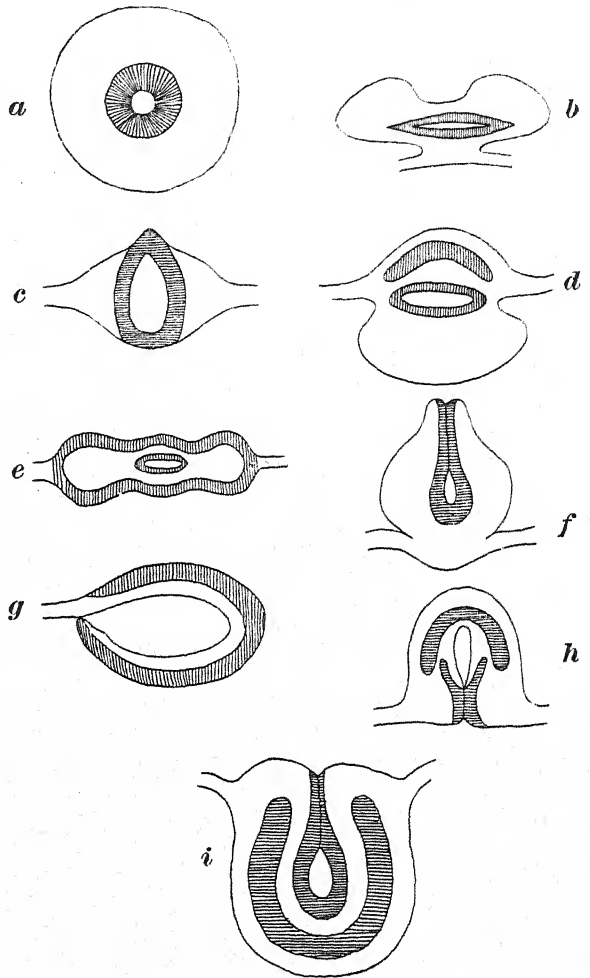


Fig. 157.

Formentypen der mechanischen Gewebe der Gallen. Schematisiert; die dickwandigen Gewebe sind durch Schraffierung kenntlich gemacht. — *a* Kugelgallen (*Dryophanta folii* auf *Quercus*). *b* Linsengalle (*Neuroterus numismalis* auf *Quercus*). *c* Galle des *Oligotrophus Reaumurianus* auf *Tilia*. *d* Galle der *Arnoldia cerris* auf *Qu. cerris*. *e* Unbestimmte Galle einer *Banisteria* sp. *f* Umwallungsgalle (*Oligotrophus corni* auf *Cornus*). *g* Blatt-randrollung des *Pemphigus semilunarius* auf *Pistacia*. *h* Galle der *Harmandia globuli* auf *Populus tremula*. *i* Galle der *Perrisia fraxini* auf *Fraxinus*.

vielen Fällen¹⁾ durch Wasserverlust und Schrumpfen der Gallengewebe eingeleitet, dem die sklerotischen Gewebe weniger ausgesetzt sind als die wasserreicheren, weichen Parenchymlagen; die ungleiche Schrumpfung führt zu Spannungen und Zerreißen.

Die beiden — nicht näher bestimmbar — Gallen, welche Fig. 159 darstellt, öffnen sich, indem die oberen deckelartigen Teile des mechanischen Mantels sich von dem unteren trennen; die dorsiventrale Ausbildung der Gallengewebe ist in beiden Fällen besonders deutlich.

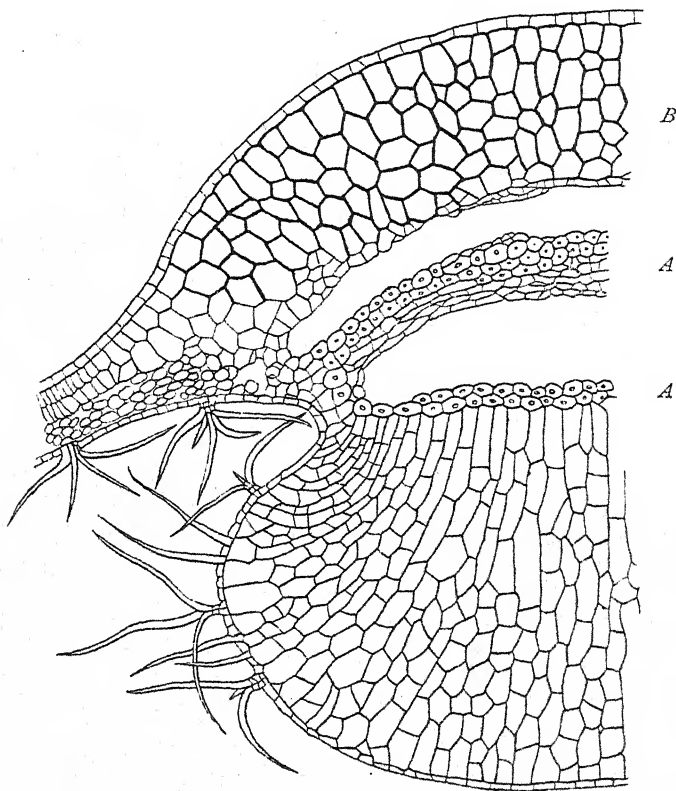


Fig. 158.

Doppelter mechanischer Mantel. Querschnitt durch die Galle von *Arnoldia cecris* (halb). *AA* innerer mechanischer Mantel, *B* äußerer mechanischer Mantel; unter diesem großer Interzellularraum.

Auch bei den Gallen von *Mikiola fagi* (auf *Fagus*) bestehen Beziehungen zwischen den mechanischen Geweben und der spontanen Öffnung; an der Basis der Galle bleibt eine zartwandige Trennungszone erhalten; zur Zeit der Reife löst sich der obere helmartige Teil der Galle ab (vgl. Fig. 138).

Fig. 160 zeigt, in welcher Weise auch kohärente mechanische Gewebemäntel der Gallen bei der Reifung zu Bewegungsvorgängen Anlaß geben können; die Gallen von *Oligotrophus Reaumurianus* (auf *Tilia*) lassen zur

1) KÜSTER, a. a. O. 1911, 360.

Zeit der Reife ihren harten inneren Kern (vgl. Fig. 160c) aus dem äußeren weichen Gewebe herauspringen. Später nagt das Gallentier eine ringförmige Fuge in den Gallenkern ein und stößt den oberen Teil wie einen Deckel ab.

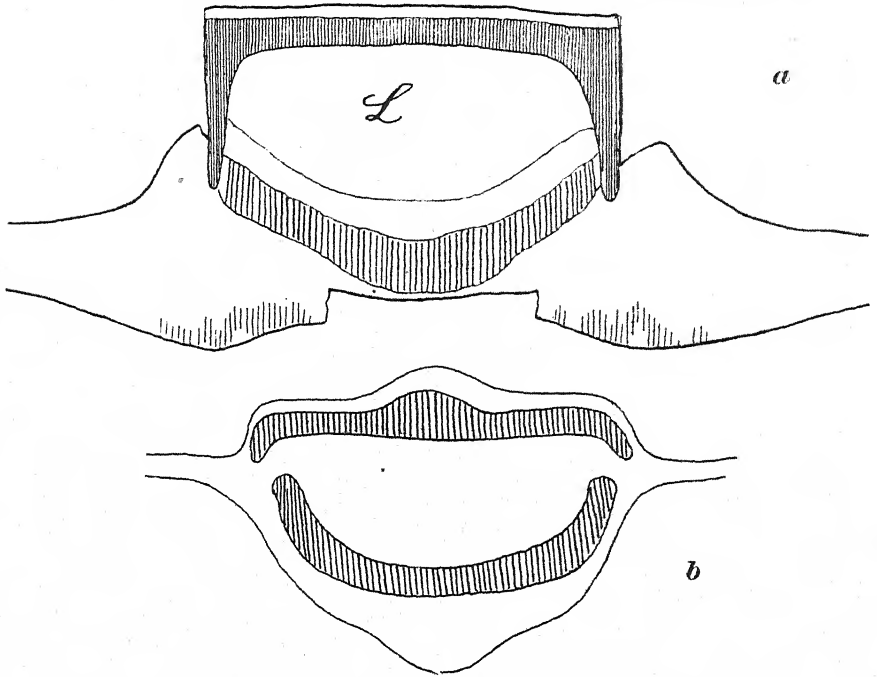


Fig. 159.

Öffnungsmechanismen der Gallen. *a* Blattgalle auf *Parinarium obtusifolium*, *b* Blattgalle einer Anherstiee. *L* Larvenkammer.

Die Zellen der mechanischen Gewebe sind, wie aus dem oben Gesagten bereits hervorgeht, stets parenchymatisch; ihre Form variiert wenig, da immer dieselben polyedrischen oder kurz palisadenförmigen Zellen sich

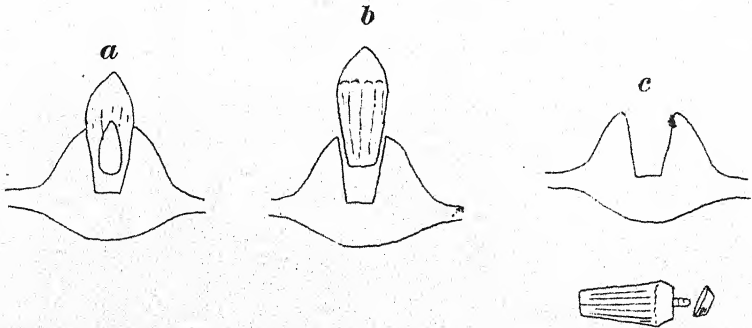


Fig. 160.

Loslösung und Ausfallen des harten Gallenkerns (*Oligotrophus Reaumurianus* auf *Tilia*). Nach KERNER¹⁾.

1) KERNER, Pflanzenleben, 2. Aufl. 1898, 2, 484.

wiederholen¹⁾. Sind zwei mechanische Mäntel vorhanden, so besteht der äußere oft aus größeren, weniger stark verdickten Zellen als der innere (*Arnoldia cerris* auf *Quercus cerris*; Fig. 158).

Sehr weit verbreitet — namentlich bei Zynipidengallen — ist die Erscheinung, daß die mechanischen Zellen auf einer Seite besonders stark verdickt sind; das Lumen behält dabei seine kreisrunde Querschnittsform: in den Gallen des *Neuroterus lenticularis* u. a. (auf *Quercus*) sind die Steinzellen nur auf den der Larvenhöhle abgewandten Seiten stark verdickt, während bei den Produkten der *Dryophanta longiventris* u. a. (ebenfalls auf *Quercus*) umgekehrt die der Larvenhöhle zugewandten Teile besonders dickwandig werden. Ähnliche Unterschiede werden bei den unmittelbar unter der Epidermis liegenden dickwandigen Zellen wahrgenommen:

bei *Dryophanta divisa* sind die Außenwände besonders dick, bei *Dr. disticha* (beide auf *Quercus*) sind es die Innenwände. Einseitige Wandverdickungen und flaschenförmige Zellenlumina sind an dem in Fig. 161 *a* und *b* dargestellten Fall erkennbar. Hufeisenförmige Verdickungen wechselnder Orientierung sind in den Gallen des Dipteron *Rhabdophaga salicis* (auf *Salix caprea*²⁾) in sehr mannigfaltiger Ausbildung zu finden.

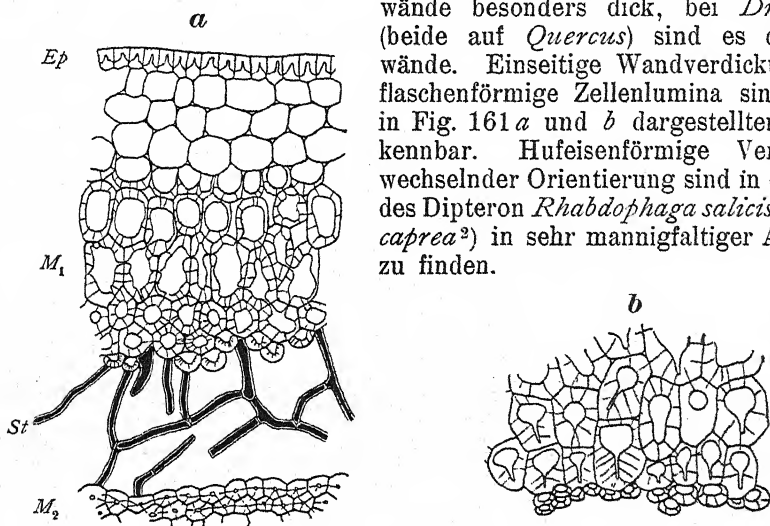


Fig. 161.

Verschiedenartige Ausbildung der mechanischen Zellen in Gallen. Querschnitte durch (nicht bestimmte) Zynipidengallen von *Quercus Wislizeni*. *a* Zwischen den beiden mechanischen Mänteln M_1 und M_2 eine lockere Schicht stärkereicher Zellen (*St*). *Ep* Epidermis mit charakteristisch verdickten Außenwänden. *b* Unten hufeisenförmig verdickte, weiter oben Zellen mit flaschenförmigem Lumen.

Bei den Linsengallen der Eichen machen, wie WEIDEL a. a. O. gezeigt hat, die Steinzellen während der späteren Entwicklungsstadien der Gallen sekundäre Veränderungen durch, indem sie sich entholzen, ihre Verdickungsschichten lösen und als dünnwandige, nunmehr mit Stärke, Fett und Eiweiß sich füllende Zellen den weiter unten geschilderten stoffspeichernden Parenchymelementen ähnlich werden; während diese Veränderungen innen am mechanischen Mantel sich abspielen, wird dieser außen durch Sklerose von Zellen, die bis dahin dünnwandig waren, wieder ergänzt. —

1) Zahlreiche Einzelheiten über die mechanischen Zellen der Zynipidengallen bei WEIDEL, a. a. O. 1911.

2) KÜSTER, a. a. O. 1911, 231.

Nicht nur bei den Produkten verschiedenartiger Gallentiere, sondern auch beim Vergleich der einzelnen Schichten, aus welchen der mechanische Mantel der nämlichen Galle sich aufbaut, machen sich bei den mechanischen Zellen sehr auffällige Unterschiede in der Art der Wandverdickung bemerkbar; auf Schichten mit allseits gleich stark verdickten Steinzellen folgen solche mit hufeisenförmiger Verdickung oder solche mit flaschenförmigem Lumen, wie Fig. 161 zu erkennen gestattet (vgl. auch Fig. 166).

Schwach kollenchymatisch verdickte Parenchymzellen sind bei Gallen weit verbreitet, namentlich in den unmittelbar unter der Epidermis liegenden Schichten. Parenchymatisches Kollenchym wird für die Gallen der *Cynips Kollari* auf *Quercus* angegeben.

* * *

Außer den dickwandigen Parenchymzellen geben in vielen Gallen noch die Membranen anderer Zellen mit Salzsäure und Phlorogluzin deutliche Rotfärbung; gar nicht selten handelt es sich dabei um auffallend dünnwandige Elemente; auch Kollenchymgewebe (*Cynips Kollari* [s. o.]) kann diese Reaktion geben. Diese mit HCl und Phlorogluzin sich rötenden Zellen pflegen in ganz unregelmäßig gestalteten Gruppen beieinander zu liegen (*Andricus testaceipes* auf *Quercus* u. v. a.) und fallen überdies dadurch auf, daß viele — am Rande der Gruppen liegende — Zellen nur stellenweise, d. h. nur an den dem Zentrum der Gruppe zugewandten Teilen der Membranen die Rotfärbung geben. Fig. 162 zeigt den Querschnitt durch eine auf *Nerium*

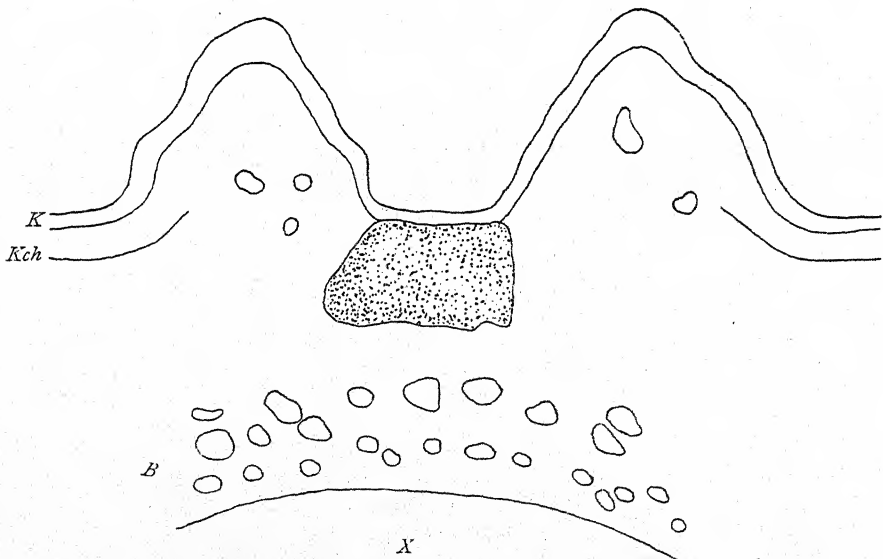


Fig. 162.

Verholzte und mit Wundgummi imprägnierte Membranen. Querschnitt durch eine Zweiggalle von *Nerium oleander*. *X* Holz, *B* Bastfasern, *K* Kork, *Kch* Kollenchym; seine inneren Grenzen sind auf der Figur angedeutet. Der unregelmäßig gestaltete Block von Zellen, deren Membranen verholzt sind, ist durch Punktierung kenntlich gemacht; links und rechts von ihm Steinzellgruppen.

oleander auftretende, vermutlich von einer Kokzide erzeugte Galle: unmittelbar unter dem oberflächlich inmitten eines Ringwulstes lebenden Parasiten findet sich ein ansehnlicher, unregelmäßig gestalteter Block von Zellen, deren Wände sich wie verholzte verhalten; im übrigen gleichen die Zellen durchaus den entsprechenden normalen Kollenchym- und Parenchymzellen; echte Steinzellen liegen in dem weichen Gewebe des Umwallungswulstes eingebettet. Es muß fraglich erscheinen, ob alle mit Phlorogluzin und Salzsäure sich rotfärbenden Membranen der Gallengewebe als verholzte anzusprechen sind; möglicherweise handelt es sich wenigstens bei den dünnwandigen und den kollenchymatischen oft um solche, die mit Wundgummi imprägniert sind; der Vergleich zwischen Gallen- und Wund-

geweben legt diesen Gedanken nahe. Auf die bemerkenswerte Erscheinung, daß auch in den letzteren selbst die Wände des Kollenchyms die Reaktionen verholzter Membranen geben können, ist schon oben (S. 149 ff.) aufmerksam gemacht worden.

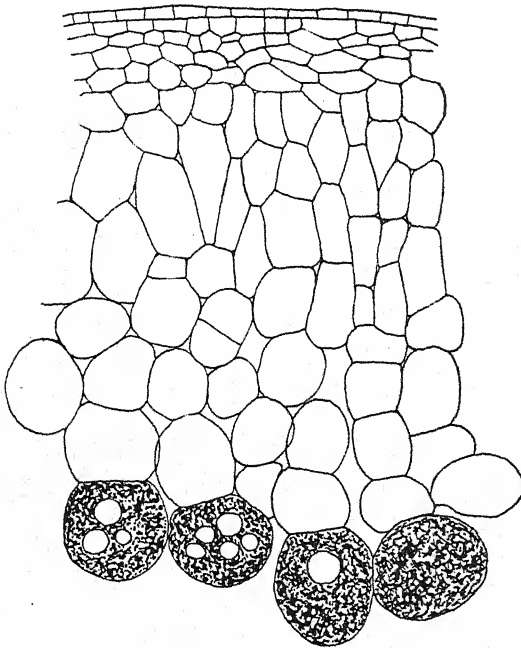


Fig. 163.

Stoffspeicherndes Gewebe. Querschnitt durch die Ahorngalle von *Pediaspis aceris*. Die innersten Zellen enthalten dichtes, trübes Plasma und zahlreiche Fetttröpfchen. In einigen sind helle Vakuolen sichtbar.

Stoffspeichernde Gewebe.

Im allgemeinen bestehen die Gallen aus sehr stoffreichen Zellen; von stoffspeicherndem Gewebe wollen wir vor allem dann sprechen, wenn ein besonders reicher Gehalt der Zellen an Stärke, Eiweiß oder Fett bei der mikroskopischen Untersuchung wahrnehmbar wird, und namentlich wenn besondere Schichten des Gallengewebes durch besonderen

Reichtum an genannten Stoffen von anderen sich unterscheiden.

Von stoffspeichernden Elementen der Epidermen war schon vorhin (S. 221) die Rede; stoffspeicherndes Grundgewebe ist bei Gallen der verschiedensten Erzeuger weit verbreitet.

Ähnlich wie bei dem in Fig. 163 dargestellten Gewebe handelt es sich im allgemeinen um lockeres, aus kugligen Elementen bestehendes Parenchym; selten ist das Auftreten langgestreckter, schlauchförmiger Speicherzellen, wie sie in Fig. 161 a dargestellt sind. In den Gallen der Pontanien (auf *Salix*) bildet das stoffreiche Parenchym eine dichte kallusähnliche Masse rings um die Larvenhöhle.

Ist ein mechanischer Mantel in den Gallen vorhanden, so können außerhalb und innerhalb von ihm stoffspeichernde Gewebe liegen; die Zellen des inneren stoffspeichernden Gewebemantels enthalten vorzugsweise Fett und Eiweiß, die des äußeren vorzugsweise Stärke.

Von der Veränderung dickwandiger Zellen in dünnwandige inhaltsreiche war bereits zu sprechen (S. 226).

Assimilationsgewebe.

Der Chlorophyllgehalt der Gallen ist meist ein geringer; blaßgrünes Aussehen ist bei den histioiden Gallen das übliche. Frisch grüne oder dunkelgrüne Formen sind sehr viel seltener¹⁾. Ungewöhnlichen Reichtum an wohlentwickelten Chloroplasten haben die inneren Gewebeschichten der Gallen von *Pontania proxima* (auf *Salix*) aufzuweisen.

In den kleinen Beutelgallen des *Eriophyes macrorrhynchus* (auf Blättern des *Acer pseudoplatanus*, Fig. 164) findet man unmittelbar unter

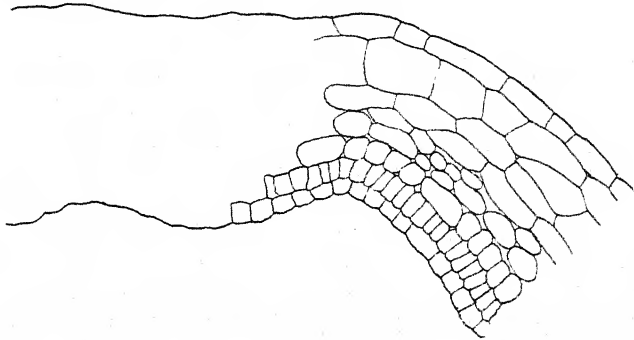


Fig. 164.

Palisadengewebe auf der Blattunterseite. Teil des Querschnittes durch die Beutelgalle des *Eriophyes macrorrhynchus* (auf *Acer pseudo-platanus*).

der inneren Epidermis oft eine Lage von Zellen, die durch ihre Palisadenform den typischen Assimilationszellen gleichen, aber nicht sonderlich chlorophyllreich sind²⁾.

Sektorial panaschierte Gallen (*Cynips Kollari*) beobachteten DE VRIES und LEEUWEN-RIJNVAAN auf panaschierten Eichen³⁾.

Sternparenchym.

Im allgemeinen sind alle Grundgewebsanteile der Gallen von großen oder doch wenigstens leicht wahrnehmbaren Interzellularräumen durchsetzt. Der Reichtum an luffterfüllten Räumen wird oftmals an dem weißlichen Ton der Gallengewebe makroskopisch erkannt⁴⁾.

1) Vgl. auch BRAUHOFFER, K. & ZELLNER, J., Chem. Unters. üb. Pflanzengallen III (Zeitschr. f. physiol. Chemie 1920, **109**, 166).

2) KÜSTER, a. a. O. 1911, 233.

3) DE VRIES, Mutationstheorie 1901, **1**, 600; DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN, Variegated galls of *Cynips Kollari* HARTIG (Marcellia 1906, **5**, 81).

4) Über die lockeren Gewebe der Aphidengallen vgl. ZWIEGELT, a. a. O. 1917, 475.

Besonders reich an solchen sind die durch ihr geringes spezifisches Gewicht auffallenden „schwammigen“ Gallen mancher eichenbewohnender Zynipiden (*Dryophanta folii*, *Biorrhiza pallida* u. a.), deren äußere Grundgewebsschichten aus mehr oder minder langgestreckten und sternförmig ausgezogenen Zellen bestehen; die

Arme, mit welchen die Zellen in Kontakt miteinander bleiben, sind bald kurz-, bald langgestreckt und mannigfaltig gestaltet (Fig. 165)¹⁾.

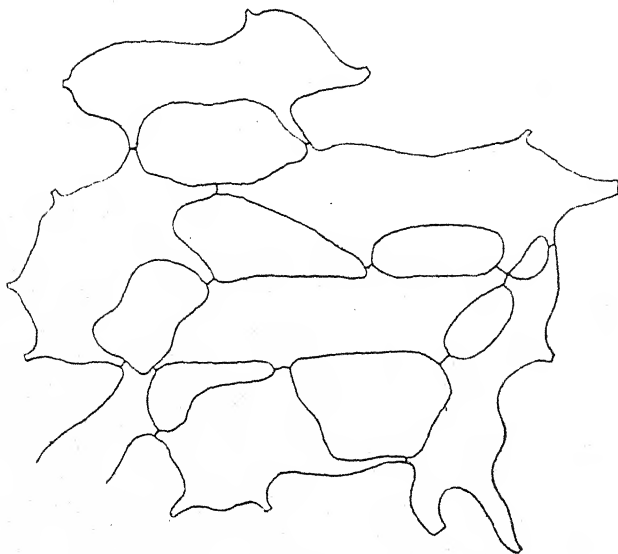


Fig. 165.

Sternparenchym; *Cynips Kollari* auf *Quercus*.

Sekretorgane,
Kristalle,
Anthozyan.

Über die Sekretorgane im Grundgewebe der Gallen läßt sich nichts allgemein Gültiges sagen: entweder sie lassen keine nennenswerten Unterschiede gegenüber den der

normalen Teile des Wirtes erkennen (*Triosa alacris* auf *Laurus*) — oder sie erscheinen in abnormer Fülle (Harzgänge in den Gallen des *Pemphigus cornicularius* auf *Pistacia* und ähnliches). Schließlich kann auch die Bildung der Sekretorgane unterdrückt werden: manche Gallen²⁾ des *Eucalyptus globulus* fand ich völlig frei von Öllücken, andere Gallenformen derselben Wirtspflanze sehr reich an solchen. Dafür, daß auch ganz neuartige Drüsen, die von den normalen Teilen des Wirtes her nicht bekannt sind, im Grundgewebe ebenso wie an der Epidermis (s. o. S. 222) der Gallen auftreten können, spricht das in einer (nicht bestimmbaren) amerikanischen Eichengalle gefundene Drüsengebilde (Fig. 166). —

Die qualitativen Abweichungen der in Gallen gefundenen Sekretorgane von den entsprechenden normalen scheinen im allgemeinen, soweit bisher untersucht, nicht erheblich zu sein. Die Epithelzellen der Gallenharzgänge können sich vielfach teilen. Harzgänge, deren Lumina von proliferierendem Parenchym erfüllt waren, fand HOUARD³⁾ in den Gallen des *Eriophyes pini* (auf *Pinus silvestris*).

Kalziumoxalatkristalle pflegen im Gallengewebe weniger reichlich zu erscheinen als in den normalen Organen.

1) Über aërenchymähnliche Gewebe in den Gallen von *Rhabdophaga* und anderen Weidenbewohnern vgl. COSENS, A., & SINCLAIR, T. A., Aeriferous tissue in willow galls (Bot. Gaz. 1916, 62, 210).

2) Nähere Bestimmung des Exsikkatenmaterials war nicht möglich.

3) HOUARD, a. a. O. 1903, 193.

Bei manchen Gallen ist die Verteilung der Kristalle eine charakteristische. In den Gallen der *Perrisia ulmariae* (auf *Spiraea ulmaria*) sind die unter der inneren Epidermis liegenden Grundgewebszellen sehr kristallreich. In den Gallen der *Mikiola fagi* (auf *Fagus*) liegen die kristallführenden Elemente an der Grenze zwischen dem kleinzelligen inneren und dem großzelligen äußeren Gewebe der Gallen; sie sind durch

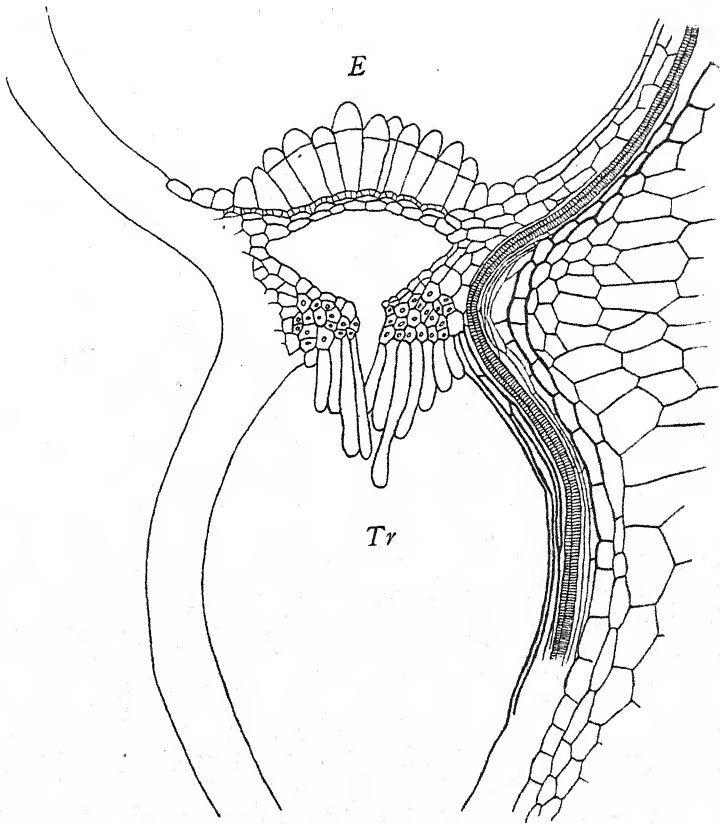


Fig. 166.

Grundgewebsdrüse. Längsschnitt durch eine Zynipidengalle von *Quercus Wislizeni*, die drei Hohlräume umschließt. Bei *E* ein drüsenähnliches Gebilde, darunter eine Schicht halbseitig verdickter Zellen, *Tr* dickwandige Trichome.

sehr zarte Querwände vielfach septiert, in jedem Fach liegt ein kleiner Einzelkristall.

Anthozyan ist im Grundgewebe der Gallen ebenso verbreitet wie in den Epidermen.

c) Primäre Gefäßbündel.

Gefäßbündel, die durch Gallenreiz in ihrer Entwicklung beeinflusst werden, unterscheiden sich von normalen darin, daß sich ihre trachealen Elemente schwächer ausbilden als bei diesen, und die parenchymatischen An-

teile — auch die zwischen den Bündeln liegenden Markstrahlen — sich besonders kräftig entwickeln¹⁾.

Hemmung in der Ausbildung des Gefäßbündelsystems führt weiterhin zur Weitmaschigkeit des die Dikotylenblätter speisenden Bündelnetzes. Fig. 167 *a* und *b* gestattet den Vergleich zwischen einem normalen Blatt der *Euphorbia cyparissias* und dem durch *Perrisia capitigena* veränderten; dem letzteren fehlen die randläufigen Verbindungen und überhaupt die

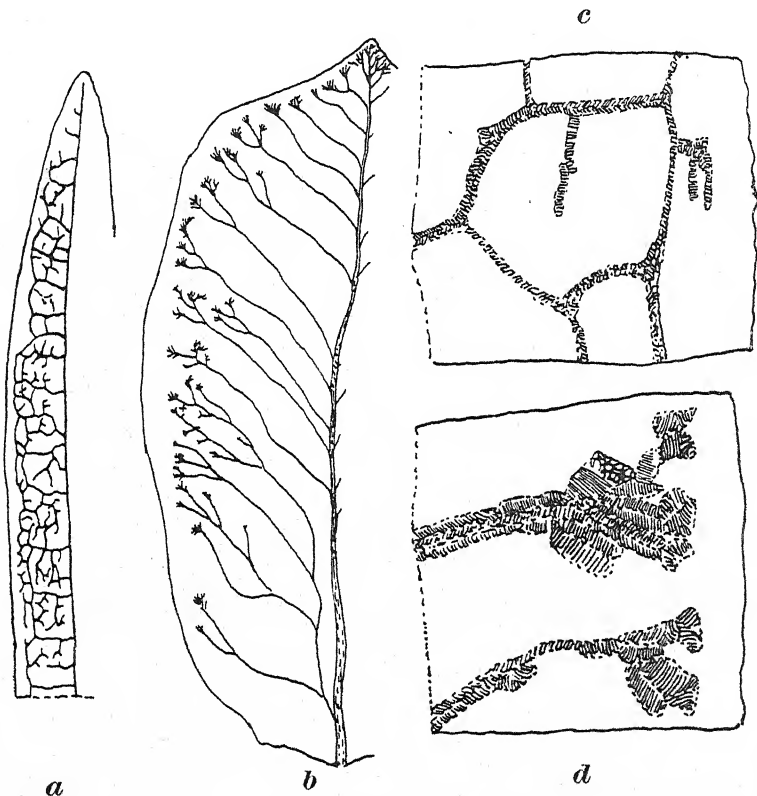


Fig. 167.

Unvollkommene Gefäßbündelentwicklung unter dem Einfluß von Parasiten (*Perrisia capitigena* auf *Euphorbia cyparissias*). *a* und *b* Bündelverlauf auf der normalen (*a*) und abnormen (*b*) Spreite; normale (*c*) und abnorme (*d*) Bündelendigung bei stärkerer Vergrößerung. Nach HOUARD.

Anastomosens²⁾, die Enden der Gefäßbündel sind bei dem abnormen Blatt „gänsefußähnlich“ verbreitert, bei dem normalen schlank und spitz (Fig. 167 *c* und *d*).

Entstehen nach der Infektion durch den gallenerzeugenden Parasiten umfangreiche Wucherungen, so werden in diesen neue Gefäßbündel entwickelt, die mit den normalen des Mutterbodens irgendwie in Zusammen-

1) Üb. d. Hemmung d. Leitbündelausbildung bei Gramineen vgl. BOODLE, L. A., Galls on indian grass (Bull. Miscell. Inform. Kew 1910, 69; *Ischaemum*-Gallen).

2) HOUARD, Rech. anat. s. les galles de tiges: acrocécidies (Ann. sc. nat. bot. 1904, sér 8, 20, 289, 330).

hang stehen. Die neugebildeten Stränge entstehen wie die normalen aus prokambialen Zellenzügen oder, soweit es sich um tracheale Elemente handelt, durch unmittelbare Verwandlung dünnwandiger Parenchymzellen zu tracheal verdickten.

Für den Verlauf der bei der Gallenbildung neu entstehenden Gefäßbündel gibt Fig. 168 ein Beispiel: in dem Parenchym, das die Stengel des *Hieracium umbellatum* nach Infektion durch *Aulacidea hieracii* produzieren, bilden sich zahlreiche neue Bündel, die an die normalen der infizierten Achse anschließen und in der Richtung zum Gallentier hin verlaufen (HOVARDS *faisceaux d'irrigation*¹⁾). In die Galle der *Aegeria uniformis* (auf *Commelina communis*) sind die zur Larvenkammer führenden Leitbündel sehr zart und enden als rein phloematische Stränge²⁾.

Die histologische Zusammensetzung und die Orientierung der Bündel gleichen im allgemeinen der normalen. Die Bündel sind kollateral; ihr Xylem ist dem Galleninnern, das Phloem der Oberfläche der Gallen zugewandt. Umgekehrte Orientierung fand BEYERINCK in den Gallen des *Andricus Malpighii*, hadrozentrish konzentrische Bündel in den von *Trigonaspis megaloptera* und *Andricus albo-punctatus*. Inversion der Leitbündelanteile tritt auch in den Gallen monokotyler Pflanzen ein; in den Gallen der *Lipara lucens* (auf *Phragmites*) entwickeln

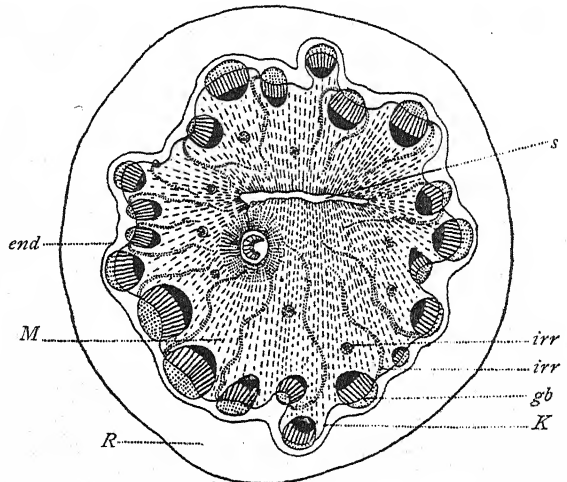


Fig. 168.

Gefäßbündel der Galle der *Aulacidea hieracii* auf *Hieracium umbellatum*. *R* Rinde, *end* Endodermis, *K* Kambium, *gb* Gefäßbündel, *M* hyperplastisch verändertes Mark, *s* Eihöhle, *irr* „faisceaux d'irrigation“.

Nach HOVARD.

sich neue Bündel, deren Phloem nicht zwischen den beiden Gefäßen liegt, sondern meist nach der Innenseite gerückt ist³⁾. Förderung des Phloems bzw. geringere Hemmung seiner Entwicklung ist vielfach zu beobachten; HOVARD beschreibt die Bündel der *Epilobium*-Gallen, welche von *Mompha* erzeugt werden: das innere Phloem ist in den Gallen besonders stark entwickelt⁴⁾; in den Gallen der *Ustilago maydis* (auf *Zea mays*) fand

1) HOVARD, Rech. anat. s. les galls de tiges: pleurocécidies (Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1903, **38**, 294).

2) DOCTERS VAN LEEUWEN-RIJNVAAN, J. & W., Kleinere zezidol. Mitteil. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1909, **27**, 572).

3) RIJNVAAN, J. & DOCTERS VAN LEEUWEN, W., Die Entwickl. d. Galle v. *Lipara lucens* (Rec. trav. bot. Néerland. 1904, **2**, 245, 285).

4) HOVARD, Rech. anat. s. les galls de tiges: pleurocécidies (Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1903, **38**, 140, 360, 395).

v. GUTTENBERG zahlreiche Bündel, die lediglich aus Phloëlementen bestanden¹⁾).

Den doppelten Gefäßbündelring der Galle des *Pemphigus cornicularius* (auf *Pistacia*) hat COURCHET²⁾ durch eigenartige Faltungs- und Verwachsungsvorgänge erklären können. —

Daß die Leitbündel eines Wirtsorganes in der Weise an der Gallenbildung teilnehmen, daß das über ihnen liegende Grundgewebe die Hauptmasse des Gallengewebes liefert und zu stark erhabenen Leisten auswächst, erläutert der Querschnitt durch das Walnußerineum (*Eriophyes tristriatus* var. *erinea*, Fig. 169). ZWEIFELT macht darauf aufmerksam, daß bei den von Aphiden erzeugten Blattrollgallen das Parenchym der Blattnadern die Hauptrolle als „Bewegungsgewebe“ spielt³⁾.

In anderen Fällen werden die Reliefunterschiede, die zwischen den Leitbündeln und den Interkostalfeldern bestehen, bei der Entwicklung der Gallen ausgeglichen (Fig. 170 a). Die Wachstumsbetätigung des Grund-

gewebes kann eine bemerkenswerte Verlagerung der Leitbündel gegenüber dem Niveau der Palisadenschicht bewirken (vgl. Fig. 170⁴⁾).

Bleiben die Leitbündel stark hinter ihrer Grundgewebesnachbarschaft hinsichtlich des Wachstums parallel zur Oberfläche der infizierten Blätter zurück, so entstehen stark runzlige Blätter und MOLLIARDS aspect céré-

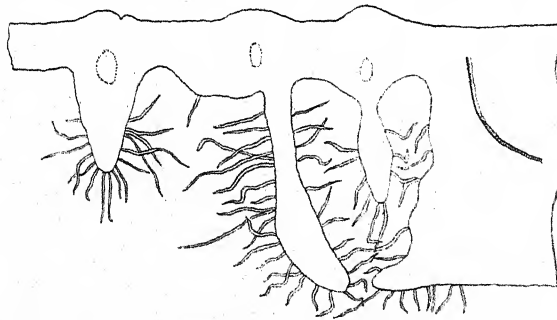


Fig. 169.
Wucherungen über den Leitbündeln: *Eriophyes tristriatus* var. *erinea* auf *Juglans regia*.

broid⁵⁾, wie er bei Eriophyiden- und Aphidengallen nicht selten ist.

d) Sekundäre Gewebe.

Die sekundären Gewebe, welche am Aufbau der Gallen teilnehmen, stellen entweder Produkte der normalen Kambien oder die neugebildeter Meristeme dar. Ferner kann durch den vom Parasiten ausgehenden Reiz das bereits vorhandene sekundäre Gewebe zu Zellteilungen angeregt werden und das neu entstehende Material den Charakter der normalen sekundären Gewebe annehmen. —

Die Tätigkeit des normalen, zwischen Xylem und Phloëm liegenden Kambiums wird durch den Gallenreiz gewöhnlich in der Weise beeinflusst, daß die Zellenproduktion reichlicher erfolgt als unter normalen Verhältnissen; die bei der Gallenbildung produzierten Zellen haben durchweg oder in

1) v. GUTTENBERG, a. a. O. 1905, 34 ff.

2) COURCHET, Étude s. les galles produites par les aphidiens. Montpellier 1879.

3) ZWEIFELT, a. a. O. 1917, 461, 462.

4) ZWEIFELT, a. a. O. 1917, 465.

5) MOLLIARD, M., Rech. physiol. s. les galles (Rev. gén. de bot. 1913, 25, 225), ZWEIFELT a. a. O. 1917, 463, 464.

höherer Anzahl als im entsprechenden normalen Gewebe parenchymatischen Charakter.

Die Übereinstimmung zwischen Gallenholz und Wundholz ist eine vollständige und noch in Einzelheiten wie den oben eingehend geschilderten Faserknäueln nachzuweisen (*Myzoxylus laniger* auf *Pirus communis*, *Gypsonoma aceriana* auf *Populus alba* usw.¹⁾). Graduelle Unterschiede zwischen Wund- und Gallenholz ergeben sich namentlich daraus, daß der Wundreiz intensiver wirkt und weiter fortgeleitet wird, als die mit der parasitären Besiedlung verbundenen²⁾.

Fig. 171 zeigt, wie stark nach der Galleninfection die Produktion sekundären Xylems und Phloëms gesteigert werden

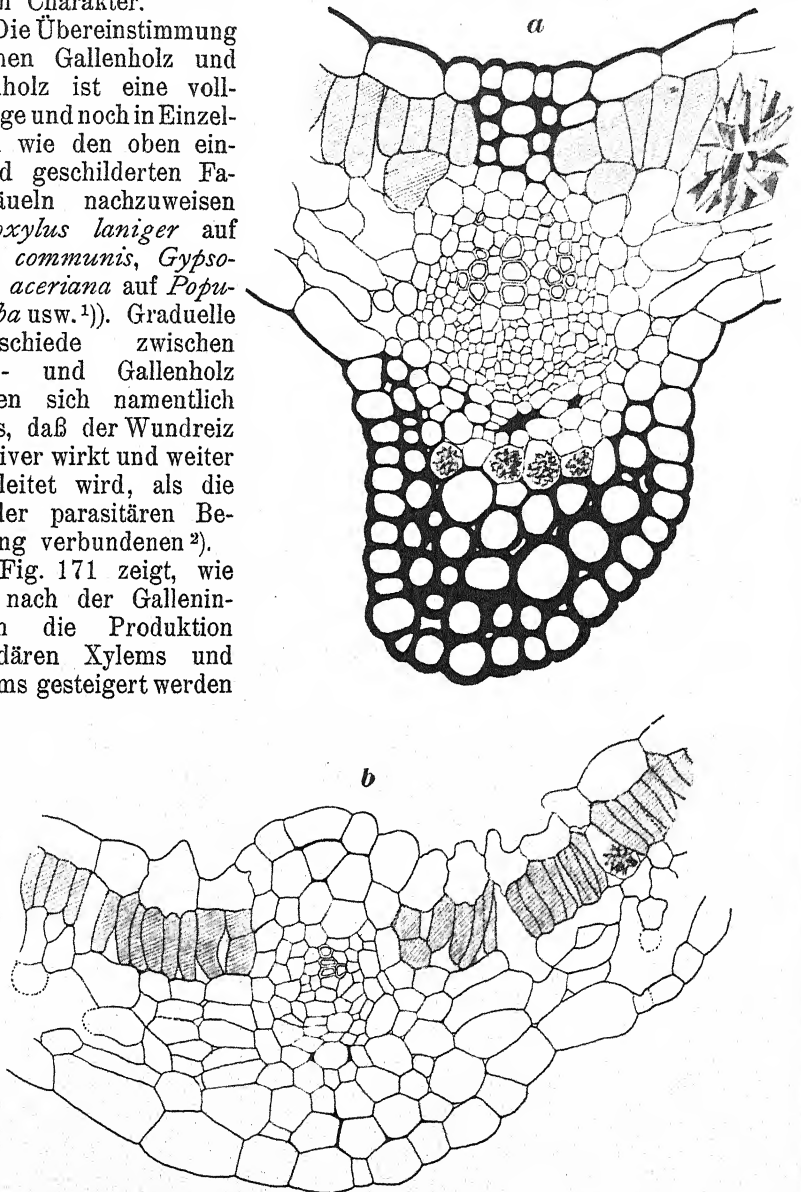


Fig. 170.

Entwicklung der Leitbündel in der Galle des *Prociphilus xylostei* auf *Lonicera*. *a* normales, *b* infiziertes Blatt. Hypoplasie des Kollenchyms, des Leitbündelgewebes, sowie der Kristalle. Nach ZWEIFELT.

1) Abbildung für die letztere bei HOUARD, a. a. O. 1903, 357.

2) Für *Ambrosia* (Compositae) hat STEWART diese Unterschiede eingehend geschildert (A consideration of certain pathol. conditions in *Ambrosia trifida*, Americ. journ. of bot. 1919, 6, 34).

und in welcher Weise sich das Massenverhältnis zwischen Rinde und Holz an der Infektionsstelle von dem normalen entfernen kann: während an normalen Stellen die Xylemmassen mächtiger sind als die Phloëmschichten, ist an der Infektionsstelle — der Gallenerzeuger liegt in der Rinde — das Phloëm üppiger geworden als das Holz; letzteres hat unmittelbar unter dem Gallentier eine sattelförmige Einsenkung, weil an eben jener dem

Zezidozoon besonders nahe liegenden Stelle die abnorme Xylemproduktion nicht so reichlich erfolgt ist wie in einigem Abstand von jenem. Gleiche Verhältnisse finden sich bei zahlreichen anderen Gallen.

Die abnorm starke Förderung der parenchymatischen Anteile kennzeichnet die sekundären Gewebe der Pilzgallen ebenso wie die der Zoozevidien; sie macht sich im Holz ebenso bemerkbar wie in der Rinde.

Die Vermehrung der parenchymatischen Elemente kann dadurch zustande kommen, daß hier und da jugendliche Derivate des Kambiums, anstatt zu prosenchymatischen Xylemelementen heranzuwachsen, sich segmentieren und Gruppen parenchymatischer Zellen liefern — oder daß die Zellen des Kambiums selbst sich querteilen und bei weiteren Teilungen parenchymatische Produkte entstehen lassen; entweder verändern sich nur hier und da die Kambiumzellen in der besagten Weise, so daß die Markstrahlen verbreitert werden, und ihre Zahl vermehrt erscheint, — oder an der ganzen Infektionsstelle tritt Segmentierung der Zellen

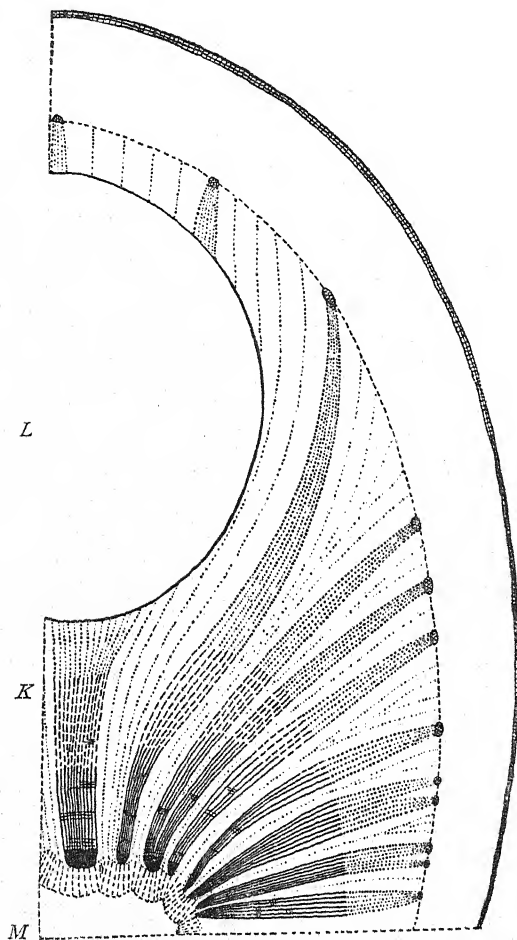


Fig. 171.

Förderung der sekundären Gewebebildung (*Centorrhynchus pleurostigma* auf *Brassica oleracea*).

M Mark, K Kambium, L Larvenhöhle.

Nach HOUARD.

ein, so daß umfangreiche, zusammenhängende Massen parenchymatischen Holzes entstehen.

Nach WÖRNLE¹⁾, der die Gallen der Gymnosporangien an *Juniperus*

1) WÖRNLE, Anat. Unters. d. durch *Gymnosporangium*-Arten hervorgeruf. Mißbildungen (Forstl.-Naturwiss. Zeitschr. 1894, 3, 68). — Ganz ähnliche Gallenholzstruktur beschreiben STEWART für die von *Peridermium cerebrum* an *Pinus Banksiana*

untersucht hat, kommt in dem kranken Holz der Unterschied zwischen Frühjahr- und Herbstholz nicht mehr in der normalen Weise zum Ausdruck, die Jahresgrenzen sind kaum erkennbar. Überdies nehmen die parenchymatischen Elemente im Holz einen auffallend breiten Raum für sich in Anspruch; die Markstrahlen sind statt 2—10 Zellen an den von *Gymnosporangium clavariiforme* infizierten Zweigstellen 10—20, ja bis 60 Zellenlagen hoch und bis 3 Zellen breit. Noch breitere Markstrahlen zeigt der in Fig. 172 dargestellte tangentialer Längsschnitt durch eine Holzgalle des *G. juniperinum*. Weitere Abweichungen vom normalen Befund bestehen in den hypertrophierten Parenchymzellen, welche „unförmige Gestalt“ annehmen und die radiale Anordnung der Tracheiden stören, und ferner in dem Auftreten ausgedehnter Parenchymzellnester, die WÖRNLE in einem Fall bis auf ein Sechstel des ganzen Zweigumfanges sich verbreitern sah; sie verlaufen teils in der Richtung der Markstrahlen, teils in der vertikalen des Strangparenchyms. Auf dem Querschnitt sieht man, daß sie nur durch schmale, oft einzellreihige Tracheidengruppen getrennt werden.

Anstatt der Bildung von Parenchymstrahlen und Parenchymnestern können wir bei manchen Hemipterengallen Parenchymproduktion im größten Maßstab konstatieren. An umfangreichen Teilen des Kambiummantels können sich sämtliche Zellen des letzteren bzw. seine jüngsten Tochterzellen segmentieren und ein aus isodiametrischen Elementen zusammengesetztes Gewebe liefern. Alle Übergänge verbinden das abnorme parenchymatische Holz mit dem normalen.

Sehr lehrreich sind die Strukturverhältnisse, die sich an den Blutlausgallen des Apfelbaumes (Fig. 173) studieren lassen. Zunächst bleiben in dem abnormen Holz die leitenden und die mechanischen Elemente aus: statt der Gefäße und Holzfasern entstehen durch Segmentierung der prosenchymatischen Elemente zahlreiche Parenchymzellen, die auf dem Längsschnitt ihre entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit an den regelmäßigen Längsreihen erkennen lassen (Fig. 173 a). Wie die Abbildung zeigt, sind die einzelnen Zellen ziemlich starkwandig und getüpfelt. In später entstehenden Schichten des Gallenholzes sind die einzelnen Parenchymzellen erheblich größer, eine regelmäßige Anordnung ist nicht mehr erkennbar, ihre Wände bleiben zart (vgl. Fig. 173 b); statt

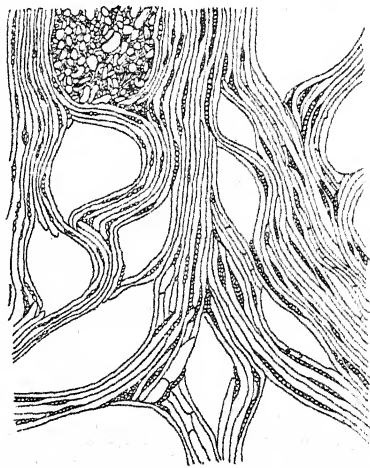


Fig. 172.

Gallenholz mit abnorm verbreiterten Markstrahlen. Tangentialer Längsschnitt durch die Holzgalle des *Gymnosporangium juniperinum*. Nur ein abnorm verbreiteter Markstrahl (links oben) ist ausgezeichnet, die übrigen sind als weiße Felder eingetragen.

Nach WÖRNLE.

erzeugten Gallen (Notes on the anatomy of *Peridermium* galls I, *Americ. journ. of bot.* 1916, 3, 12) und HYDE, K. C., *Anat. of a gall on Populus trichocarpa* (*Bot. Gaz.* 1912, 74, 186; Erzeuger: *Macrophoma tumefaciens*) u. a.

normaler Gefäße kommen nur isolierte oder zu Gruppen vereinigte, parenchymatische Tracheiden zur Ausbildung, die von den zartwandigen Parenchymzellen sich auch durch ihre Größe unterscheiden. Ihre Membran ist tracheenartig getüpfelt, aber oft unverholzt: die Gewebestruktur erinnert an die des Kallus (Fig. 58). In seiner Gesamtheit liefert das zartwandige Holzparenchym eine weiche, wasserreiche Beule, die so stark anschwellen kann, daß die Rinde zerrissen und das Gallengewebe bloßgelegt wird¹⁾.

Ähnliche Verhältnisse begegnen uns bei den Gallen der Buchenbaumlaus (*Lachnus exsicicator*)²⁾, deren Produkte R. HARTIG näher untersucht hat: auch hier der nämliche allmähliche Übergang vom normalen Holz zum homogenen, parenchymatischen Gallengewebe.

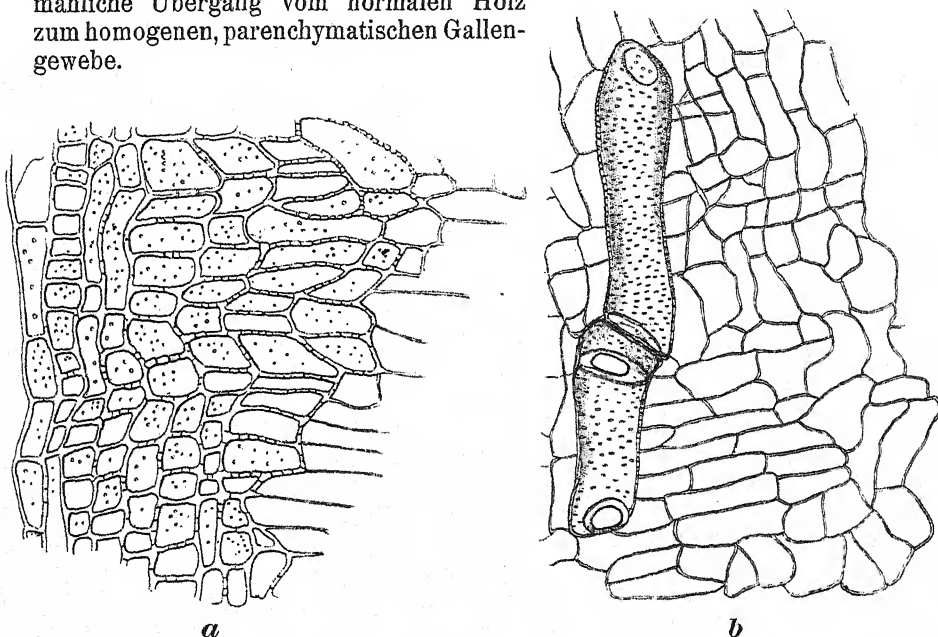


Fig. 173.

Parenchymatisches Gallenholz. Längsschnitte durch die Galle der Blutlaus (*Myzoxylus laniger*). Bei *a* sind die Zellen noch in erkennbaren Längsreihen angeordnet; ihre Wände sind verdickt, bei *b* zartwandiges Gallenparenchym ohne erkennbare Längsreihen; zwei parenchymatische Tracheiden. Nach PRILLIEUX.

Das Holz der Koniferen zeigt nach der Infektion durch Parasiten auffällige Anomalien in der Ausbildung seiner Sekretorgane, die auch unabhängig von der Gallenbildung und unter dem Einfluß von Parasiten, die zur Gallenbildung sich niemals befähigt zeigen, erscheinen können.

Entweder die Zahl der Harzgänge wird über die Normalzahl hinaus vermehrt, oder in Hölzern, die normalerweise harzgangfrei bleiben, treten

1) PRILLIEUX, Étude des altérations prod. d. le bois du pommier par les piqûres du puceron lanigère (Ann. Inst. nat. agronom. 1877, 2, 39). Weitere Angaben über das Holz von Zooezidien bei STEWART, Notes on the anat. of the *punctatus* gall (Americ. journ. of bot. 1914, 1, 531, betrifft *Andricus punctatus*). Vgl. auch MÖBIUS, Pilzgallen an Buchenstämmen (42. Ber. d. Senckenberg. naturforsch. Ges. 1911, 7).

2) HARTIG, R., Die Buchenbaumlaus (*Lachnus exsicicator* ALT.) (Untersuch. aus d. forstbot. Inst. München 1880, 1, 151).

Gänge auf. HARTIG¹⁾ konstatierte eine Vermehrung der Harzgänge in den erkrankten Stellen von Koniferen, die *Agaricus melleus* infiziert hatte; ANDERSON²⁾ erbrachte den wichtigen Nachweis, daß nicht nur an den vom Pilzmyzel durchwucherten Stellen, sondern in der ganzen Pflanze oberhalb der infizierten Stelle die Harzkanäle vermehrt werden (*Picea*, *Pinus*, *Larix*). Bei *Abies pectinata*, deren Holz bekanntlich unter normalen Verhältnissen keine Harzgänge entwickelt, kommen solche nach Infektion durch *Phoma abietina* oberhalb der eingeschnürten Infektionsstelle im Xylem zur Entwicklung³⁾, desgleichen nach Besiedelung durch *Pestalozzia Hartigii*. —

Während in vielen Fällen (Galle des *Myzoxylus laniger* u. a.) die Rinde nahezu unverändert bleibt, entstehen bei anderen Gallenbildungen umfängliche Rindenwucherungen, wobei die Gewebeveränderungen im wesentlichen ebenso wie bei Bildung der Holzgallen auf abnorme Parenchymproduktion hinauslaufen.

In den Gallen der verschiedenen *Gymnosporangium*-Arten sieht man gleichzeitig mit dem Holz auch die Rinde wuchern. Bei schwachwüchsigen Ästen von *Juniperus communis* regt *G. clavariiforme* mehr die Rinden- als die Holzseite zur Gewebeproduktion an (nach WÖRNLE a. a. O.). Hand in Hand mit der überreichlichen Parenchymbildung geht eine Hemmung in der Ausbildung der mechanischen Fasern. Sie bleiben dünnwandig, ihre Zahl nimmt ab. Bei einem Vergleich zwischen normaler und abnormer Rinde kommen also im wesentlichen dieselben Veränderungen zur Geltung wie bei dem Vergleich zwischen normalem und abnormem Holz.

Ein Beispiel dafür, daß die Zellen bereits vorhandener sekundärer Gewebe zur Teilung angeregt werden und ohne unmittelbare Beteiligung des Kambiums umfangreiche Gewebewucherungen zustande kommen lassen, liefert die Galle von *Adelges fagi*, der Buchenwollaus, die HARTIG⁴⁾ näher untersucht hat. Die Gallenbildung beginnt hier unmittelbar unter dem Kork und kann bis zum Holzkörper vorschreiten: alle parenchymatischen Elemente der Rinde, einschließlich des Markstrahlengewebes, wuchern außerordentlich stark und teilen sich lebhaft in tangentialer Richtung, so daß lange, zellenreiche, regelmäßig radiale Reihen entstehen (vgl. Fig. 174), durch welche die Steinzellen und die prosenchymatischen Elemente der Rinde aus ihrer normalen Lage verschoben werden.

* * *

Neubildung von Meristemen erfolgt in Gallen namentlich dann sehr leicht, wenn durch Gewebeproliferation in Mark oder Markstrahlen der Leitbündelring in mehrere Stücke zersprengt wird. Das Kambium dieser Teilstücke kann sich dann derart ergänzen, daß jedes Stück von ihm zu einem geschlossenen Ringe wird, und die Galle polystelären Bau annimmt (*Andricus inflator* auf *Quercus* u. a.). — Vgl. Fig. 122.

1) HARTIG, R., Krankh. d. Waldbäume, 13.

2) ANDERSON, Üb. abnormale Bildung v. Harzbehältern u. and. zugleich auftretende anat. Veränd. im Holz erkrankter Koniferen (Forstl.-Naturw. Zeitschr. 1896, 5, 439).

3) Vgl. MER, Rech. s. la maladie des branches du sapin, causée par le *Phoma abietina* (Journ. de Bot. 1893, 7, 364), sowie ANDERSON, a. a. O. 1896.

4) HARTIG, R., D. Buchenwollaus (*Chermes fagi* KLTB.) (Untersuch. aus d. forstbot. Inst. München 1880, 1, 156).

Konzentrische sekundäre Gewebemassen findet HOUARD rings um die primären Phloëmgruppen von *Hedera helix* nach Infektion durch *Asterolecanium Masalongoianum* (Fig. 176); es resultieren Gewebemassen, die mit konzentrisch-leptozentrischen Gefäßbündeln verglichen werden können.

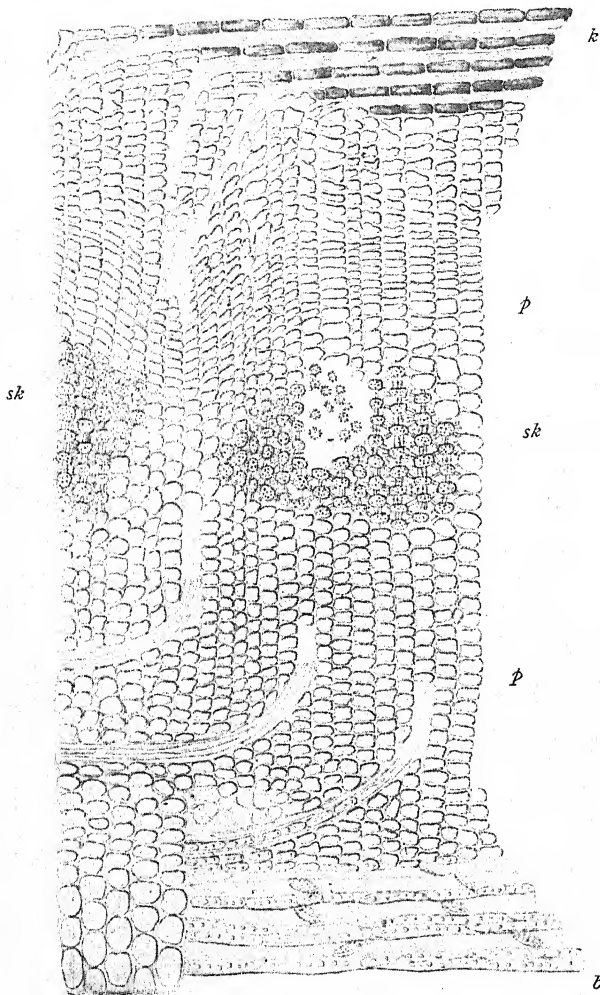


Fig. 174.

Wucherung des sekundären Rindengewebes. Längsschnitt durch die Galle der Buchenwollaus. Oben Korkzellen (*k*), unten normales Bastgewebe (*b*). In der Mitte reichliches Gallenparenchym (*p*), in dem zwei Gruppen von Steinzellen (*sk*) eingeschlossen sind. Die prosenchymatischen Elemente des Bastes sind durch das proliferierende Rindenparenchym in Kurven abgespreizt und verschoben worden. Nach R. HARTIG.

Kork ist bei den Gallen nicht häufig; deutlich wahrnehmbar ist er bei den Gallen des *Neuroterus numismalis* (auf *Quercus*). Lentizellen von ansehnlicher Größe entstehen namentlich auf den Gallen von *Pontania salicis* (auf *Salix*), ferner auf *Populus*-Blattstielgallen (*Pemphigus bursarius* u. a.). Sehr starke Wundkorkbildung beobachtete SZAFFER¹⁾ an den Blättern tropischer Pflanzen nach Pilzinfektion (*Elsinoë Canavalliae* auf *Canavallia gladiata*). Daß im allgemeinen an Gallen Wundkork nicht gebildet wird oder erst in späteren Stadien der Zezidogenese auftritt, war schon oben (p. 143) zu erwähnen.

3. Histologischer Bau der organoiden Gallen.

Die organoiden Gallen stimmen in ihrer histologischen Struktur mit den Geweben entsprechender normaler Teile in manchen Fällen völlig oder fast ganz überein (Blütenfüllungen und andere Blütengallen); in den meisten

1) SZAFFER, WL., Anatom. Studien üb. javan. Pilzgallen II (Bull. Acad. Sc., Cracovie 1915, 80).

Fällen freilich lassen sich allerhand Unterschiede wahrnehmen: die Laubblätter pflegen etwas dicker auszufallen als unter normalen Umständen; ihr schichtenreiches Mesophyll läßt die normale Scheidung von Palisaden- und Schwammparenchym oft nicht erkennen. Auch die Differenzierung der Epidermis bleibt, was die Ausbildung der Stomata betrifft, oft hinter der normalen zurück. Denselben Parenchymreichtum wie in den Blättern finden wir in der Grundgewebsrinde der Achsenteile; die sekundären Gewebe sind oft sehr reichlich entwickelt, erinnern aber durch die Fülle ihres Parenchyms an die Struktur des Wundholzes.

Als besonders lehrreiche Beispiele für organoide Gallen mögen die Hexenbesen genannt sein: der von *Melampsorella caryophyllacearum* erzeugte Weißtannen-Hexenbesen trägt Nadeln, deren Hypoderm unentwickelt und deren Mesophyll homogen bleibt; im Stamm bleiben die Bastfasern in der Entwicklung zurück, wogegen die parenchymatischen Elemente starke Förderung erfahren. Das Mark ist abnorm reichlich, die Rinde etwa doppelt so stark als in normalen Teilen, auch die Zahl der Harzgänge ist abnorm groß¹⁾. Selbst im Holz, das bei der Tanne normalerweise keine Harzgänge führt, treten solche unter der Einwirkung des Hexenbesenpilzes auf²⁾. Ähnlicher Art sind die anatomischen Befunde bei den *Exoascus*-Hexenbesen³⁾, ja sogar die von phanerogamischen Parasiten hervorgerufenen (*Arceuthobium*, die Zwergmistel, auf *Juniperus*⁴⁾). Die paren-

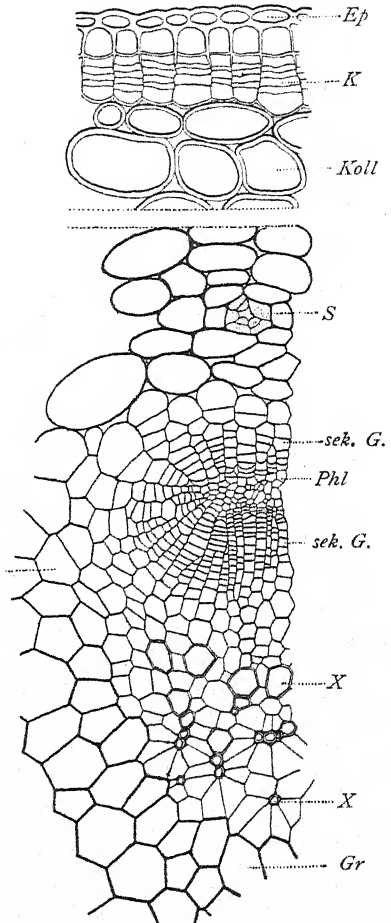


Fig. 175.

Bildung von Meristemen und sekundärem Gewebe (*Asterolecanium Massalongioianum* auf der Achse von *Hedera helix*). Nach HOUARD. Ep Epidermis, K Kork, Koll Kollenchym, S Sekretgang, Phl Phloem, sek. G. abnorme sekundäre Gewebe, X Xylem, Gr Grundgewebe. Nach HOUARD.

1) Nach HARTMANN, FR., Anat. Vergleich. d. Hexenbesen d. Weißtanne m. d. normalen Sprossen derselben (Diss., Freiburg i. Br. 1892); vgl. auch ANDERSON, a. a. O. 1896, sowie DE BARY, Üb. d. Krebs u. d. Hexenbesen d. Weißtanne (Bot. Zeitg. 1867, 25, 257).

2) Vgl. MER, Rech. s. la maladie des branches du sapin causée par le *Phoma abietina* (Journ. de Bot. 1893, 7, 364), und ANDERSON, a. a. O. 1896.

3) Vgl. RATHAY, Üb. d. Hexenbesen d. Kirschbäume usw. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1881, 33, 1. Abt., 267), und besonders SMITH, W. G., Untersuch. d. Morph. u. Anat. d. durch Exoaszeen verurs. Hexenbesen (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1894, 3, 420).

4) HEINRICHER, D. Beding., unter denen durch d. Parasitismus d. Zwergmistel (*Arceuthobium oxycedri*) auf *Juniperus* Hexenbesen entstehen können (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1918, 28, 193).

chymatischen Gewebe — Mark, Hypoderm — sind stark vermehrt, Holz und Rinde von abnorm breiten Markstrahlen durchzogen, die Gefäße sind kurzgliederig, die Holzfasern weitleumig, oft quer gefächert und dünnwandig. Die Bastfasern werden spärlich oder bleiben ganz aus. Bei den blattlosen, regellos gegabelten Zweigen des *Cacoma*-Hexenbesens auf *Thujaopsis* fand TUBEUF ebenfalls eine durch reiche Parenchymbildung gekennzeichnete Holzstruktur.

Parenchymreiche Rinde und parenchymreiches Holz, Unterdrückung der Kollenchymbildung, Vermehrung und Vergrößerung der Schleimbehälter, schwache Ausbildung der Sklerenchymgewebe, Verbreiterung der Markstrahlen und abnorm kräftige Ausbildung des Korkes kennzeichnen den von v. FABER untersuchten Hexenbesen des Kakaotrauches¹⁾.

Nach GIESENHAGEN²⁾ unterscheiden sich die Blätter der Farn-Hexenbesen durch einfachere Gewebestruktur von den normalen: den abnormen Blättern, die *Taphrina laurencia* auf *Pteris quadriaurita* erzeugt, fehlen z. B. die Spaltöffnungen. Ähnliche Hemmungserscheinungen konstatierte TUBEUF³⁾ auch bei den erkrankten Knospen der Hexenbesen tragenden *Syringa*-Sträucher.

Ähnlich wie die Hexenbesen verhalten sich hinsichtlich ihrer unvollkommenen Gewebedifferenzierung die Wirrzöpfe der Weiden und viele andere organoide Gallen.

Über die Anatomie organoider Blütengallen gibt MOLLIARDS Monographie Aufschluß⁴⁾.

1) FABER, C. v., Üb. d. Hexenbesen d. Kakaobäume in Kamerun (Arbeit. K. biol. Anstalt 1908, **6**, 384).

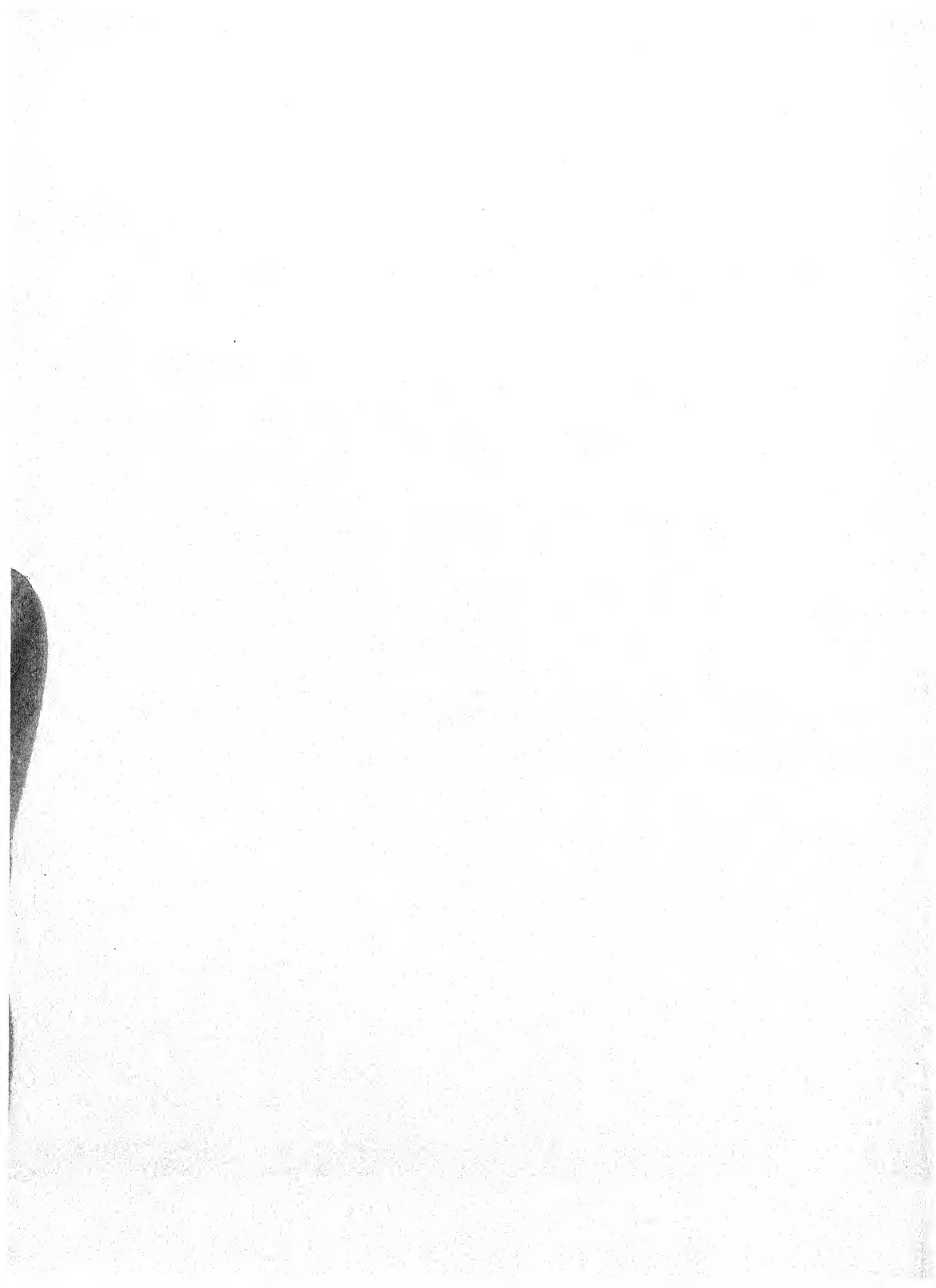
2) GIESENHAGEN, Über Hexenbesen an tropischen Farnen (Flora 1892, **76**, 130).

3) TUBEUF, Die von Milben erzeugten Hexenbesen der Syringen (Flugblatt Berlin).

4) MOLLIARD, Cécidies florales (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 1895, **1**, 67).

Allgemeiner Teil.

1. Histogenese,
2. Entwicklungsmechanik und
3. Ökologie der pathologischen Gewebe.



1. Histogenese der pathologischen Gewebe.

Ungeachtet allen Verschiedenheiten, welche in der äußeren Form abnormer Produkte des Pflanzenkörpers einerseits, seiner normalen Teile andererseits bestehen, stimmen hinsichtlich der anatomischen Struktur alle abnormen Bildungen, selbst die wunderlichen Gestalten, die sich unter den prosoplasmatischen Gallen finden, mit den normalen darin überein, daß sie nicht nur aus Zellen sich aufbauen wie diese, sondern auch letzten Endes auf dieselben histogenetischen Prozesse zurückzuführen sind, die aus der normalen Entwicklungsgeschichte der Pflanzen bekannt sind.

Bei der Schilderung zahlreicher wichtiger Krankheitsbilder, die wir mit dem ersten, speziellen Teil erledigen konnten, haben wir die den Anatomen interessierenden Krankheitssymptome in der Zusammenstellung zu behandeln gehabt, in der sie uns in der Natur sich zu zeigen pflegen. Der nachfolgende Teil wird eine Analyse des Zustandekommens der pathologischen Zellen- und Gewebestrukturen versuchen und die Teilprozesse, die sich bei der Entwicklung pathologischer Gewebe einander folgen und miteinander kombinieren, gesondert zu studieren haben. Dabei wird sich Gelegenheit geben, neben den im speziellen Teil bereits behandelten Krankheitserscheinungen noch viele andere Anomalien kennen zu lernen und neben den in der Natur weit verbreiteten Krankheitsbildern namentlich auch die für die experimentelle Anatomie der Pflanzen besonders aufschlußreichen Anomalien zu betrachten, die nur im Laboratoriums- und Kulturversuch sich zeigen und durch geschickt variiertes Experimentieren in die mannigfaltigsten Formen sich bringen lassen.

Da es mir nur darauf ankommt, die pathologische Pflanzenanatomie in ihren Grundzügen darzustellen, werden in allen Abschnitten des Allgemeinen Teils — im histogenetischen wie in den späteren — alle zur Diskussion stehenden Fragen nur an Beispielen zu erörtern sein; Vollständigkeit in der Übersicht dessen, was sich zur Illustration der verschiedenen Fragen beibringen ließe, wurde nicht angestrebt. Aus diesem Grunde unterlasse ich es, auf alle Anomalien, die im vorliegenden Buch zur Sprache kommen, in sämtlichen Abschnitten des Allgemeinen Teils zurückzukommen und sie nach histogenetischen, kausalen und finalen Gesichtspunkten zu behandeln, sondern darf mich damit begnügen, die Besprechung vieler Anomalien immer demjenigen Kapitel oder denjenigen Abschnitten zuzuweisen, in deren Rahmen sie uns besonders lehrreich werden können.

* * *

Weitaus die meisten Objekte, deren Untersuchung Aufgabe der pathologischen Pflanzenanatomie ist, kommen durch histogenetische Pro-

zesse zustande, die in irgend welchem Sinne sich von der Ontogenie der entsprechenden normalen Gewebe und Organe unterscheiden und weisen histologische Strukturen auf, die von der normalen mehr oder weniger sinnfällig abweichen.

Bevor wir zur pathologischen Histogenese der im ersten Teil bereits behandelten und vieler anderer Zellen- und Gewebeanomalien übergehen, sei zunächst derjenigen anomalen Bildungen gedacht, die aus normalem Gewebe bestehen und in den Einzelheiten ihrer Histogenese keine fremden Züge erkennen lassen, bei welchen vielmehr die Anomalie darin besteht, daß normale Gewebe „am falschen Ort“ sich entwickeln.

Heterotopien — Bildung von Blättern und Blüten am falschen Ort, Erscheinen von Fruchtknoten in männlichen Blüten, Entwicklung von Blütenphyllomen, welche die Merkmale der Stamina und Karpelle in wechselnder Mischung zeigen usw. usw. — sind aus der mit morphologischen Funden sich beschäftigenden Teratologie in übergroßer Zahl bekannt. Eine nicht geringere Fülle von Fragen wie dieser legen die Heterotopien der pathologischen Pflanzenanatomie vor. Ein altbekanntes Beispiel ist mit dem stoffreichen Parenchym zu nennen, das bei der Bildung oberirdischer Kartoffelknollen oder ähnlicher heterotopisch entstandener Speicherorgane¹⁾ beobachtet wird. Sehr seltsam sind die Rindenhypertrophien, CARRIÈRES „fruits sans fleurs“, die am Birnbaum auftreten können; PENZIG erwähnt sie für einzelne „Zweigregionen, an denen entweder das Rindenparenchym der Achse stark vermehrt und fleischig wird, oder die Basen von Blättern oder Blattstielen zu fleischigen Gebilden anschwellen, oder endlich Achse und Blätter gemeinsam (in Knospen) hypertrophiert wirklich fruchtähnliche Bildungen mit saftigem genießbarem Fleisch (sogar mit den für die Birnen charakteristischen Steinzellen) und gelber Rinde hervorbringen können“. Ähnliche Heterotopien sind für *Ananassa* bekannt, deren Blätter fruchtartige Beschaffenheit annehmen können²⁾. BRICK beobachtete Hyazinthen mit korollinisch gefärbten und korollinisch duftenden Blattspitzen³⁾. In *Drosera*-Blüten können Tentakeln gebildet werden⁴⁾ u. s. f.

Auffällige Heterotopien — Brutkörper in leeren Antheridienhöhlen u. a. — beschreibt DOPOSCHEG-UHLÁR für *Marchantia geminata*⁵⁾. Gerade in den generativen Abschnitten des Pflanzenkörpers kann die Mosaikmischung der Charaktere außerordentlich weit gehen, und selbst aus einer Sporentetraden können unter abnormen Umständen Elemente verschiedener Art hervorgehen. NĚMEC beobachtete, daß in petaloiden Antheren (*Hyacinthus*) aus den nämlichen Pollenmutterzellen nebeneinander Gebilde hervorgingen, die sich wie Mikrosporen verhielten, und solche,

1) Vgl. VÖCHTING, Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 1).

2) PENZIG, Pflanzenteratologie, 2. Aufl. 1924; **3**, 327, auch **2**, 330.

3) BRICK, Eine Hyazinthe mit rosafarbigem duftenden Laubblattspitzen u. Petalodie bei Tulpen (Jahresber. Gartenbauverein Hamburg usw. 1913/14).

4) LEAVITT, On translocation of characters in plants (Rhodora 1905, **7**, No. 73, 74).

5) DOPOSCHEG-UHLÁR, Über äußere und innere Brutbecherbildung an den Antheridienständen von *Marchantia geminata* (Flora 1915, **108**, 261). Versuche ü. d. Umwandl. v. Antheridienständen usw. (ibid. 1920, **113**, 191). Vgl. auch WORSDELL, Principles of plant teratology 1915, **1**, 56.

die nach der Anordnung der in ihnen liegenden Zellkerne als gekeimte Makrosporen anzusprechen waren¹⁾ (vgl. Fig. 176).

In allen diesen und vielen anderen Fällen teilen gleichsam Organe verschiedener Art ihre spezifischen Zellen- und Gewebeformen einander mit. In anderen Fällen beschränkt sich der Wechsel auf Teile eines und desselben Organs. Sehr lehrreiche Beispiele liefern die Gallen der *Ferrisia crataegi*, die, wie wir bereits früher hörten, auf den Spreiten der Blätter von *Crataegus* dieselben drüsigen Organe entstehen läßt, die normalerweise nur am Blattrand gefunden werden. Wie die abnorme Gestaltung eines

Organs oder einer Organgruppe sich mit heterotopischer Gewebebildung kombinieren kann, läßt sich an vielen monströsen Apfelsinen als vortrefflichen Beispielen dartun. Die öllückenreiche Flavedo des Apfelsinenperikarps bildet sich überall da aus, wo die Oberfläche der Karpelle frei zutage liegt; gekommen diese abnorme Form, so daß andere Teile der Karpelle als normalerweise freiliegen oder bedeckt werden, so entsteht auch die gelbe Flavedo „heterotopisch“ am unrechten Ort oder bleibt da aus, wo wir sie erwartet hätten²⁾. —

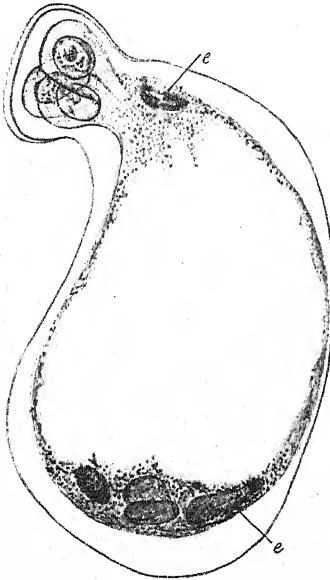


Fig. 177.

Heterotopie. Aus einem Pollenkorn (*Hyacinthus orientalis*) entwickelt sich ein achtkerniges, embryosackähnliches Gebilde; e—e die den Endospermkernen vergleichbaren Kerne. Nach NĚMEC.

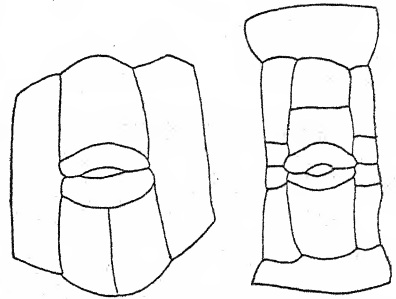


Fig. 177.

Abnorme Stomata, *Rhoex discolor* unter dem Einfluß der Verwundung.

Selbst innerhalb eines Gewebes kann Heterotopie eintreten. VÖCHTING erwähnt Schließzellen, die abnormerweise nicht in der äußersten Zellschicht, der Epidermis, liegen, sondern in der zweiten³⁾. Analoge Befunde beschreibt neuerdings W. MAGNUS⁴⁾ für die Gallen der *Pontania vesicator* (auf *Salix purpurea*).

1) NĚMEC, Üb. die Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* L. (Bull. internat. Acad. Sc. Bohême 1898). — Über „Synergidenembryonen“ u. a. vgl. z. B. ERNST, Beiträge zur Kenntnis des Embryosacks und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* (Flora 1901, 88, 37).

2) MAGNUS, P. Üb. A. WEISSES monströse Frucht von *Citrus aurantium* (Abhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, 1899, 41, 166).

3) VÖCHTING, Unters. z. exper. Anat. u. Path. d. Pflanzenkörpers 1908, 77.

4) MAGNUS, W., D. Entstehung d. Pflanzengallen usw. 1914, 102. Üb. Lithozysten in den inneren Schichten des Hypoderms von *Ficus elastica* vgl. RENNERS kri-

In den Epidermen von *Rhoeo discolor* treten unter dem Einfluß der Verwundung der noch in Wachstum und Differenzierung begriffenen Blattanteile in den Nebenzellen der Stomata Teilungen auf, wie sie normalerweise von den Spaltöffnungsmutterzellen bekannt sind (Fig. 177).

Durch Eingipsen kann man, wie bekannt, das Wachstum beliebig gewählter Gewebe- und Organanteile hemmen, gleichzeitig benachbarte Anteile, die vom Gipsverband freibleiben, zum Wachstum anregen. PFEIFFER konnte durch lokalen Gipsverband an den Blütenstielen von *Staphylea* den Ort, an welchem das Trennungsmeristem entsteht, willkürlich verschieben¹⁾.

Bei *Puccinia malvacearum* ist der Fall nicht selten, daß der Stiel der Teleutosporen in seinem oberen Teile Sporencharakter annimmt, indem sein Lumen sich erweitert, und seine Membran sich verdickt. Alle erdenklichen Übergangsformen vermitteln zwischen der normalen Ausbildung und dem Endglied der Reihe, bei welchem drei vollentwickelte Sporenzellen erscheinen.

Der Fall schließlich, daß eine Zelle zu heterotopischen Produktionen kommt, indem sie bestimmte Teile an anderen Orten entstehen läßt als unter normalen Umständen, ist verwirklicht, wenn die Hyphenzellen von *Botrytis cinerea* nicht an ihren Außenwänden, sondern an den benachbarten Zellen trennenden Querwänden Konidien entwickeln²⁾.

Heterotopien histogenetischer und chemischer Vorgänge haben wir vor uns, wenn im Holz der *Abies*-Arten nach Verwundung oder nach Infektion Harzbildung eintritt, die normalerweise an das Rindengewebe gebunden ist, — oder wenn das Markstrahlengewebe von *Liquidambar* nach Verwundung an der Balsamproduktion teilnimmt (vgl. S. 156 ff.). SCHRAMM beschreibt eine Form des *Aspergillus niger*, die steril bleibt, gleichwohl aber das schwarze Pigment, das normalerweise die Konidien enthalten, produziert und in Anteilen des vegetativen Myzels sichtbar werden läßt³⁾.

An dieser Stelle darf ich auch der Unterschiede im Verlauf der Leitbündel gedenken, die BENEDICT bei Untersuchung der Blattspreiten alter und junger Pflanzen gewährte⁴⁾. Bei *Vitis vinifera*, *Tecoma radicans*, *Salix nigra*, *Castanea dentata*, *Quercus alba* und anderen Holzpflanzen werden die Aderungen der Blätter nach BENEDICT mit zunehmendem Alter immer engmaschiger (Fig. 178); BENEDICT sieht in dieser Veränderung der Proportion, die zwischen Leitbündel- und Grundgewebe der Spreiten besteht, ein Zeichen der Altersschwäche. Wenn ich auch den Erörterungen, die der genannte Autor den Erscheinungen der Seni-

tische Bemerkungen (Die Lithozysten d. Gattung *F.* Beih. z. bot. Zentralbl. 1910, Abt. I, 25, 183, 196).

1) PFEIFFER, H., Z. exper. Anat. d. Trennungsgewebe (Ber. d. D. Bot. Ges. 1924, 42, 291).

2) LINDNER, Üb. Durchwachsungen an Pilzmyzelien (Ber. d. D. bot. Ges. 1887, 5, 153, Tab. VII, Fig. 13).

3) SCHRAMM, R., Üb. eine bemerkenswerte Degenerationsform v. *Aspergillus niger* (Mykol. Zentralbl. 1914, 5, 20).

4) BENEDICT, H. M., Senile changes in leaves of *Vitis vulpina* L. a. certain other plants (Cornell Univ. agric.-exper. station, No. VII, June 1915, 281—365; vgl. MOLISCH, Pflanzenphysiologie als Theorie d. Gärtnerei, 4. Aufl. 1921, 262), BENEDICT, Altersveränd. d. Blätter v. *Vitis vulpina* L. u. verschiedenen and. Pfl. (Intern. agr.-techn. Rundsch. 1916, 7, 743; vgl. Bot. Zentralbl. 1918, 137, 249).

lität bei Pflanzen und Tieren widmet, nicht zustimmen kann, so ist ihm gleichwohl das Verdienst beizumessen, auf eine bisher ungenügend be-

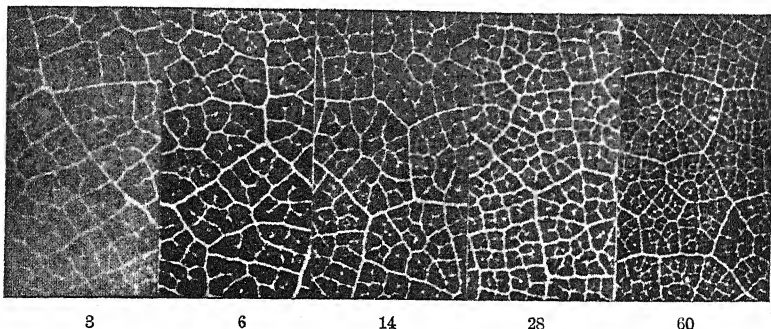


Fig. 178.

Steigerung der Maschenanlage im Leitbündelnetz der Blätter bei zunehmendem Alter: Blätter von *Vitis vulpina* von drei- bis sechzigjährigen Pflanzen. Nach BENEDICT.

achtete Struktureigentümlichkeit der Blätter mit vergleichenden Studien hingewiesen zu haben¹⁾.

*
*
*

Daß das Auftreten bestimmter Zellen- und Gewebeformen normalerweise an bestimmte Zeiten gebunden ist, trifft für die Entwicklung des Früh- und Spätholzes der Laub- und Nadelbäume zu; Heterochronie, d. h. Bildung von — an sich normalen — Zellenarten zur Unzeit liegt dann vor, wenn die normale Koinzidenz bestimmter Jahreszeiten mit der Entstehung bestimmter Zellenformen gestört wird.

Oft untersucht worden ist das Phänomen der falschen oder doppelten Jahresringe²⁾. Werden Laubbäume — *Tilia*, *Quercus*, *Sorbus* oder

1) Weitere Beiträge zu derselben Frage bei ENSIGN, M. R., Venation and senescence of polyembryonic *Citrus* plants (Americ. Journ. of bot. 1919, **6**, 311). ENSIGN, M. R., Area of vein-islets in leaves of certain plants as an age determinant (ibid. 1921, **8**, 433), TELLEFSEN, M. A., The relation of age to size in certain root cells and in vein-islets of the leaves of *Salix nigra* MARSH. (ibid. 1922, **9**, 121). PRIESTLEY, J. H., Do plants exhibit senescence? (Journ. bath a. west south counties soc. 5. ser. 1921/22, **16**).

2) KNY, Über die Verdoppelung des Jahresringes (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg 1879; dort die ältere Literatur); WILHELM, Die Verdoppelung des Jahresringes (Ber. d. D. bot. Ges. 1883, **1**, 216); KÜHN, Die Verdoppelung des Jahresringes durch künstliche Entlaubung (Bibl. bot. 1910, **70**; dort weitere Literaturangaben); PETERSEN, O. G., Undersøgelser over træernes aarringe (Kgl. Danske Vidensk. Selskab. Raekke VII 1904, Afd. 1, Nr. 3, p. 165 und die kritische Sicht PETERSEN, Doppelte aarringe (Dansk Skov for. Tidsskr. 1916, 335; vgl. Bot. Zentrabl. 1917, **135**, 289) sowie ANTEVS, E., Die Jahresringe der Holzgewächse u. d. Bedeutung derselben als klimatischer Indikator (Progr. rei Botan. 1917, **5**, 285, 326). Doppelte Jahresringe nach Frostwirkung hat RHOADS an Koniferen beobachtet, gleichzeitig parenchymatische Holzanomalien, zu welchen das p. 89 Anm. 2 über Mondringe Gesagte zu vergleichen wäre (RHOADS, A. S., The formation a pathol. anat. of frost rings in conifers injured by late frosts, U. S. Dept. Agric. Bull. 1131, 1923). — SPÄTH hat eingehende Untersuchungen darüber angestellt, welche Wirkungen proleptisches Austreiben der Knospen ohne vorausgegangene Entblätterung auf die Holzstruktur und die Bildung falscher Jahresringe hat; als „Wundholzringe“ bezeichnet er die durch Dekal-

andere — im Sommer gewaltsam entblättert oder durch Insekten (z. B. Raupen von *Liparis dispar*) kahl gefressen und zur proleptischen Bildung neuer Triebe angeregt, so setzt mit dieser trotz der vorgeschrittenen Jahreszeit nochmals die Bildung von Frühholz ein, so daß im Verlaufe einer Vegetationsperiode zwei Ringe im Holzzuwachs sich bemerkbar machen (Fig. 179). Verschiedene Baumarten verhalten sich hinsichtlich

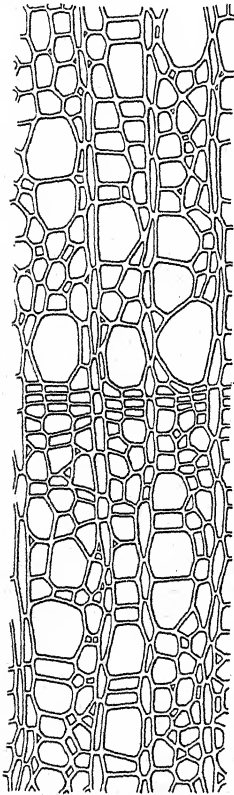


Fig. 179.

Doppelter Jahresring, *Tilia parvifolia*, nach Entlaubung durch Raupenfraß, a Grenze der beiden im gleichen Jahre gebildeten Holzringe. Nach KNY.

ihrer Reaktion auf sommerliche Entlaubung sehr verschieden; die Deutlichkeit, mit welcher der überzählige Ring sich markiert, wechselt bei verschiedenen Arten und sogar an verschiedenen Teilen des nämlichen Individuums beträchtlich. Wie KNY schon bemerkte, ist der Doppelring an der Unterseite horizontal abstehender Zweige von *Tilia* deutlicher als an der Oberseite. Doppelte Ringbildung nach Ringelung haben MER¹⁾ und RUBNER²⁾ beobachtet.

Von Heterochronien dürfen wir auch überall da sprechen, wo irgend welche Vorgänge, die bei alternden Individuen oder Organen als „normal“ betrachtet werden, vorzeitig sich abspielen. Von vorzeitiger Borkebildung nach Produktion hyperhydrischer Rindenwucherungen (*Pinus*) war schon früher³⁾ die Rede. Daß das pathologische Schutzholz mit dem normalen Kernholz der Bäume identifiziert werden kann, dessen histologischen und mikrochemischen Charaktere heterotopisch und heterochronisch nach Verwundung sichtbar werden, war bei Behandlung der Wundgewebe (s. o. p. 146) auseinanderzusetzen. Lokale Beschleunigung der Gewebeentwicklung erreichte SCHILLING durch Paraffinierung der Achsen von *Artocarpus incisa*: nach seinen Angaben entstehen unter dem Einfluß des Paraffins in der Rinde Steinzellen, d. h. Elemente, „die normalerweise erst mehrere Vegetationsperioden später zur Ausbildung gelangt wären“⁴⁾.

Proleptische Gewebebildungen, wie etwa die vorzeitige Bildung von Trennungsgeweben, gehören vorzugsweise in das Arbeitsgebiet der Physiologen.

* * *

pitation und dadurch hervorgerufenen regeneratives proleptisches Knospentreiben verursachten Anomalien in der Holzstruktur (Vorherrschen parenchymatischer Elemente); vgl. SPÄTH, K. L., Der Johannistrieb, ein Beitrag zur Kenntnis der Periodizität und Jahresringbildung dikot. Holzgew. 1912, 70 ff.; Einwirkung des Johannistriebes auf die Bildung von Jahresringen (Mitteil. d. Dendrol. Ges. 1913, 22, 118).

1) MER, E., Bois de printemps et bois d'automne (C. R. Acad. Sc. Paris 1892, 114, 501).

2) RUBNER, K., D. Hungern d. Kambiums u. d. Aussetzen d. Jahresringe (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1910, 8, 212).

3) SPERLICH, a. a. O. 1915; s. o. p. 57 Anm. 4.

4) SCHILLING, a. a. O. 1915, 272.

Schließlich — daß sich normale Zellen zu anders gestalteten Gruppen vereinigt zeigen als in normalen Individuen, ist bei den abnorm gestalteten Organen, die den Teratologen beschäftigen, keine seltene Erscheinung. Bei der Fasziation oder Verbänderung gibt z. B. das Mark seine normale Form auf und verwandelt sich aus einem Zylinder zu einem mehr oder minder dünnen, plattenartigen Gebilde, dessen Grenzfläche dem Leitbündelgewebe gegenüber ganz erheblich sich vergrößert, oder das faszierte Organ geht vom monostelären zum polystelären Bau über.

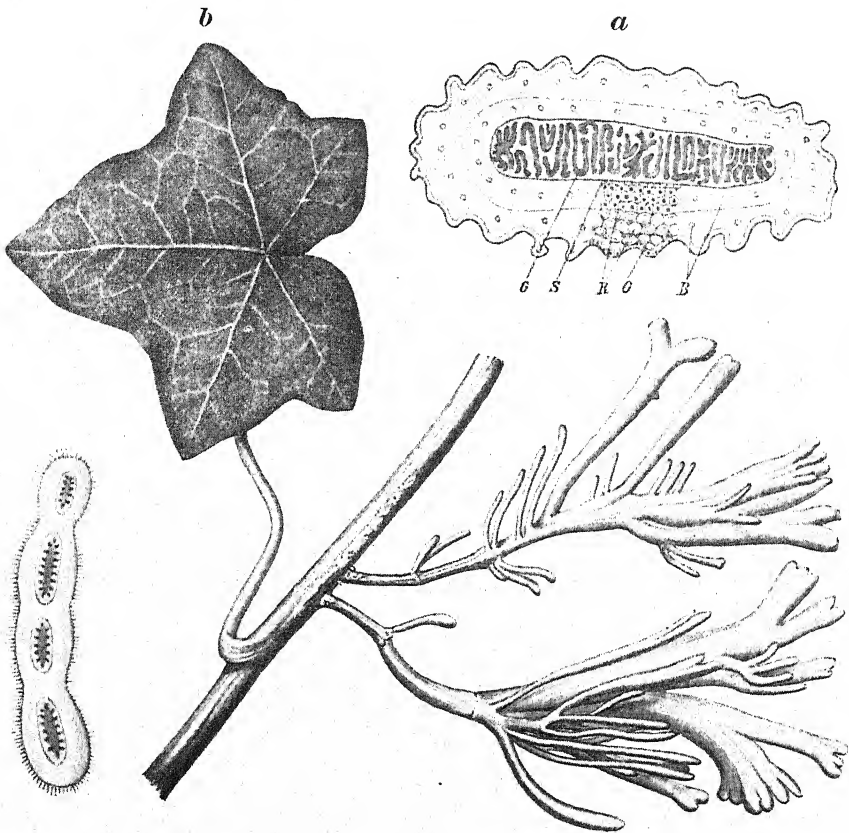


Fig. 180.

Verbänderung *a* Querschnitt durch den faszierten Sproß des *Lycopodium clavatum*; nach KRONFELD; *b* verbänderte Wurzel von *Hedera helix*; Querschnitt und Habitusbild; *G* Zentralzylinder, *S* Schutzscheiden, *R* Rinde, *O* Oberhaut, *B* Blattbündel.

Nach CASPARY.

Fig. 180 zeigt den Zentralzylinder eines *Lycopodium*, der bei starker Verbänderung des Sprosses die Form einer breiten Leiste angenommen hat¹⁾; die in Fig. 180 *b* dargestellte Wurzel ist bei der Verbänderung polystelär geworden und zeigt auf dem Querschnitt stellenweise vier

1) KRONFELD, M., Studien zur Teratol. d. Gewächse (Abhandl. zool. bot.-Ges. Wien 1887, **36**, 103, 115).

Stelen nebeneinander¹⁾. Bei verbänderten Wurzeln von *Allium fistulosum* fand SCHENCK eine oktarche statt einer pentarchen Stele²⁾. Die Verbänderungen sind von Morphologen schon wiederholt beschrieben worden; eine genaue histologische Untersuchung, die vor allem den physiologischen Leistungen der unter abnorme Verhältnisse geratenen Markzellen und ähnlichen aus der abnormen Verteilung und Form der Gewebe sich ergebenden Fragen sich widmet, fehlt leider noch³⁾.

Auch eine Anatomie der Leitbündelanomalien, (zweispitzige Blätter von *Coleus hybridus* und anderen Labiaten, von *Syringa*⁴⁾, von *Splitgerbera biloba* u. v. a.) verspricht wichtige histogenetische Resultate⁵⁾. Wiederholte Untersuchung ist der Leitbündelverteilung abnorm beblätterter Sprosse gewidmet worden⁶⁾). —

Von großem allgemeinen Interesse sind die normal gebauten, aber abnorm geformten Peridermmassen, die BUDER⁷⁾ in *Laburnum Adami*, einer Periklinalchimäre, fand: die Epidermis gehört zur Spezies *Cytisus*

1) CASPARY, R., Gebänderte Wurzeln eines Epheustockes (Phys.-ökon. Ges. Königsberg 1887, **23**, Tab. I); vgl. auch BUSCALIONI, L., Sulle radici aere fasciate di *Carallia integerrima* DC. (Malpighia 1921, **29**, 81).

2) SCHENCK, H., Verbänderungen und Gabelungen an Wurzeln (Flora 1918, **111/112**, 503). Vgl. hierzu auch MOSS, E. H., Fasciated roots of *Caltha palustris* (Ann. of bot. 1924, **38**, 789).

3) Hinweise auf die Bedeutung der Grenzflächen benachbarter Gewebe: KÜSTER, 2. Aufl. 1916, 316; BOWER, F. O., A neglected factor in stela morph. (Proc. R. Soc. Edinburgh 1920/21, **41**, 1).

4) Vgl. BAIL, TH., Üb. Pflanzenmißbildungen u. ihre Ursachen usw. (30. Bericht Westpreuß. Bot.-Zool. Verein 1908).

5) Über die Anatomie dichotom gespaltener Farnblätter vgl. WILLIAMS, S., The anat. of the branching fronds of some cultivated varieties of ferns (Ann. of bot. 1924, **38**, 43).

6) Über die Anatomie einiger Terata vgl. z. B. NESTLER, Abnormal gebaute Gefäßbündel im primären Blattstiel v. *Cimicifuga foetida* L. (Nova acta Leop.-Carol. Akad. Naturf. 1892, **97**, Nr. 6); MAGNUS, P., Üb. d. monströse Auftreten v. Blättern u. Blattbüscheln an Kukurbitazeenfrüchten (Österr. Botan. Zeitschr. 1893, **43**); VISCHER, W. S., Une monstruosité syncaulome du *Taraxacum officinale* WEBER (Bull. soc. bot. Genève II sér., 1918, **10**, 21); GATIN, V. CH., Rech. anat. s. l. variations de *Paris quadrifolia* (Rev. gén. de bot. 1919, **31**, 329; Leitbündel in 5-, 6- und mehrzähligen Individuen); BURGESS, C. E., An abnormal stem of *Lonicera periclymenum* (New Phytol. 1915, **14**, 233); HARRIS, SINNOTT, PENNYPACKER & DURHAM, Vascular anat. of dimorous and trim. seedl. of *Phaseolus vulg.* (Amer. Journ. of bot. 1921, **8**, 63; vgl. auch ibid. 1921, **8**, 375); KÜSTER, Aufgaben u. Forschungswege d. Pflanzenteratol. (Monatsh. f. naturw. Unterr. 1922, **21**, 33); GAIN, Sur la tricotylie et l'anatomie des plantes de *Phaseolus tricotylés* (Rev. gén. de bot. 1900, **12**, 369); BUSCALIONI & LOPRIORE, Il pleroma tubulosa, l'endoderme midollare, la frammentazione desmica e la schizorizzia nelle radici della *Phoenix dactylifera* L. (Atti Accad. Gioenia 1910, sér. 5, **3**); GUILLAUMIN, Remarques anatom. sur la syncotylie et la monocotylie de quelques plantes de Dicot. (Rev. gén. de bot. 1912, **24**, 225); STREITWOLF, Über Fasziationen, Dissertation, Kiel 1912; REED, T., Some points in the morph. a. physiol. of fasciated seedlings (Ann. of bot. 1912, **26**, 389); DUBARD, Sur quelques cas tératol. de germination chez le chou-fleur et le chou milan (Rev. gén. de bot. 1914, **25** bis, 203); SIRKS, Die Natur der pelorischen Blüte (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1915, **14**, 71); HOLDEN, H. S. & BEXON, D., Observ. on the anat. of teratol. seedlings I (Ann. of bot. 1918, **32**, 513); BEXON, D., Observ. on the anat. of terat. seedl. II (ibid. 1920, **34**, 81); HOLDEN, H. S., Observ. on the anat. of teratol. seedl. III (ibid. 1920, **34**, 321); HOLDEN, H. S. & DANIELS, M. E., Observ. on the anat. of terat. seedl. IV (ibid. 1921, **35**, 461); GHOSE, S. L., An exemple of leaf enation in *Allium ursinum* L. (New Phytol. 1923, **22**, 49) u. v. a.

7) BUDER, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1911, **5**, 209; dort weitere Literaturangaben).

purpureus, der von der Epidermis umspannte Teil zu *Laburnum vulgare*. Beide Arten unterscheiden sich histogenetisch z. B. dadurch, daß *Cytisus purpureus* sein Periderm aus der Epidermis, *Laburnum vulgare* aus dem hypodermalen Grundgewebe bildet. Hier und da tritt nun der Fall ein, daß bei *Laburnum Adami* an der nämlichen Stelle beide Komponenten zur Korkbildung schreiten, so daß übereinander zwei Korkkambien und zwei selbständige, histologisch verschiedene Peridermplatten entstehen. Finden die beiden Korkkambien den Anschluß aneinander, so entsteht eine kontinuierliche Korkkambiumzone, die hinsichtlich der Richtung ihrer Kork-

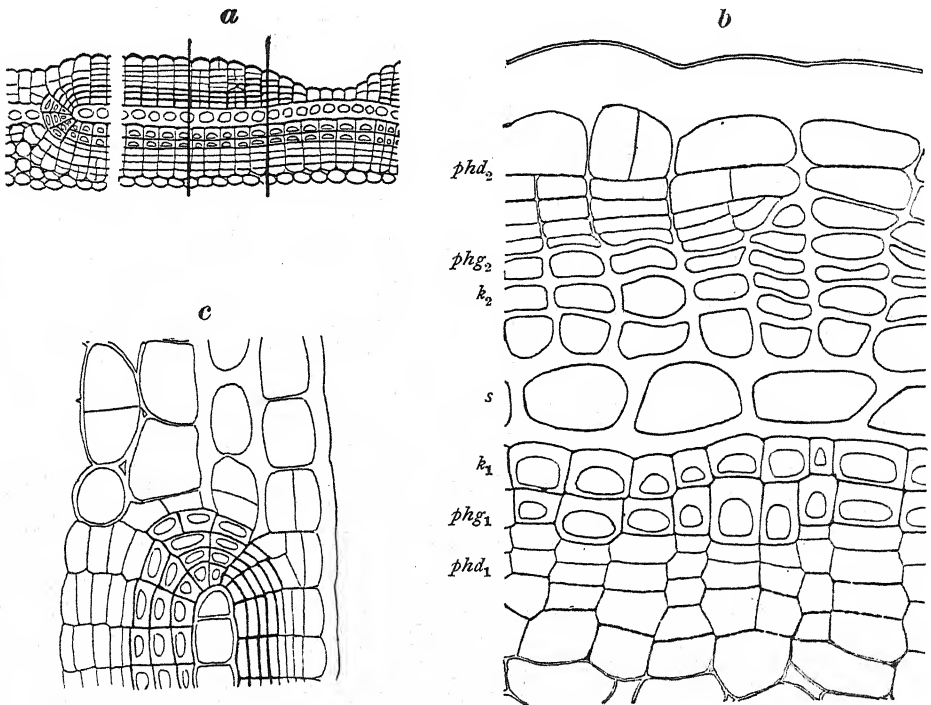


Fig. 181.

Doppelperiderm an *Laburnum Adami*. *a* Orientierungsskizze, *b* ein Ausschnitt bei stärkerer Vergrößerung: *s* die ursprünglich subepidermale Schicht, k_1 , phg_1 und phd_1 Kork, Phellogen und Phelloderm des *Laburnum vulgare*; k_2 , phg_2 und phd_2 die entsprechenden Teile des *Cytisus purpureus*; *c* Vereinigungsstelle der beiden Korkplatten (schematisiert). Nach BUDER.

zellenproduktion mit den früher beschriebenen, nekrotische Herde umkapselnden Wundkorkkambien übereinstimmt: beide Lagen des Korkkambiums bilden den Kork zentripetal, das Phelloderm zentrifugal; das epidermisbürtige Phellogen des *Cytisus purpureus*-Anteils betätigt sich dabei in umgekehrter Orientierung als unter normalen Umständen¹⁾; vgl. Fig. 181.

* * *

1) Anatomische Untersuchungen über andere Periklinalchimären, die *Crataegomes-pili*, hat MEYER (Die *Cr.* von Bronvaux. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1915, 13, 193) gegeben: diese bestehen aus einem Kern von *Crataegus*

Wenden wir uns nunmehr zu denjenigen anomalen Geweben, deren Struktur irgendwie von der normalen abweicht, so sehen wir uns einer gewaltigen Fülle von Erscheinungen gegenüber, die auf ihre histogenetischen Teilprozesse zu analysieren sein werden.

Vergleichen wir die anomalen mit den entsprechenden normalen Teilen des Pflanzenkörpers auf ihren Werdegang, so finden wir, daß jene sich von diesen quantitativ wie qualitativ unterscheiden: quantitativ, indem Zahl und Größe der Zellen von den normalen Verhältnissen abweichen, — qualitativ, wenn die Ausbildung der Zellen und Gewebe abnorm verläuft. In jedem einzelnen Falle wird zu prüfen sein, ob die Unterschiede zwischen normalen und abnormen Teilen lediglich quantitativer oder nur qualitativer Natur sind, oder ob gleichzeitig quantitative und qualitative Differenzen vorliegen.

Bei quantitativen Abweichungen vom Normalbefund kann ein zu viel oder zu wenig vorliegen, und ebenso können bei qualitativen Differenzen die Ausbildung der abnormen Zellen und die Differenzierung der abnormen Gewebe hinter den normalen zurückbleiben oder über sie hinausgehen bzw. ganz anderen Bahnen folgen als unter normalen Verhältnissen.

Jedes Zurückbleiben der Entwicklung hinter dem Normalmaß soll fortan als Hypoplasie bezeichnet werden.

Jede Entwicklung, die über das Maß der normalen quantitativ hinausgeht, wird eingeleitet durch Wachstum. Abnormes Wachstum bezeichnen wir als Hypertrophie, Zellenteilungen, die zur Bildung abnorm zellenreicher Gewebe führen, als Hyperplasie. Damit sind bereits die wichtigsten histogenetischen Prozesse genannt, die bei der Ausbildung abnormer Gewebe ihre Rolle spielen, und über die zunächst ausführlich Bericht erstattet werden soll. Wir werden weiterhin alle histogenetischen Wandlungen zu behandeln haben, die an den durch anomale Zellproduktion zustandegekommenen Geweben sich abspielen, und dabei dieselben histogenetischen Prozesse vollzählig wiederfinden, die aus dem Entwicklungsgang normaler Gewebe bekannt sind.

1. Hypoplasie.

Wenn ein Organismus oder einer seiner Teile seine Entwicklung nicht bis zu dem Abschluß bringt, den wir als den normalen bezeichnen, sondern seinen Entwicklungsgang vorzeitig beschließt, so daß Formen oder Eigenschaften, die unter normalen Verhältnissen nur vorübergehend den betreffenden Organismen oder Organen zukommen, als endgültige fixiert erscheinen, sprechen wir von Hypoplasie. Um es kurz zu sagen: Hypoplasie ist unvollkommene Entwicklung; ihre Produkte bleiben in einer oder mehreren Beziehungen hinter den Resultaten normaler Entwicklung zurück. Die Entwicklung der Organismen oder Organe erscheint gleichsam „gehemmt“, weswegen wir die Produkte eines hypoplastischen Ent-

monogyna und einer Hülle von *Mespilus germanica*; *Cr. Asnieresii* ist haplochlamyd, d. h. er weist nur eine Zellenlage des hüllebildenden Komponenten auf, — *Cr. Dardari* ist diplochlamyd, d. h. Epidermis und eine Grundgewebslage stammen von *Mespilus germanica*.

wicklungsganges als Hemmungsbildungen bezeichnen können¹⁾. Aus dem Gesagten ergibt sich bereits, daß wir bei der Behandlung der Hemmungsbildungen es nur mit Formen und Eigenschaften der Organismen und ihrer Teile zu tun haben werden, die bereits von der Ontogenie normaler Individuen her bekannt sind. —

Die Besprechung der Hemmungsbildungen fällt den Morphologen und Anatomen zu, je nachdem sich die Hemmung in der Ausgestaltung ganzer Organe und Organgruppen oder in der Entwicklung der Zellen und Gewebe zu erkennen gibt.

Morphologischerseits ist bereits eine große Anzahl einschlägiger Beobachtungen gesammelt und wissenschaftlich verwertet worden²⁾. Sie lehren, daß Hemmungsbildungen gleichartiger Organe sehr verschieden ausfallen können, indem die verschiedensten Stadien des normalen Entwicklungsganges „fixiert“ erscheinen. Überdies zeigt sich, daß durch die hemmenden Faktoren keineswegs sämtliche Wachstums- und Differenzierungsprozesse, die bei normalem Fortgang der Entwicklung zeitlich und örtlich aneinander gebunden sind, gleichzeitig zum Stillstand gebracht werden. Beispielsweise an Blättern lassen sich die verschiedensten Grade der Entwicklungshemmung beobachten; ja, es können sich sogar viele Eigenschaften jugendlicher, unfertiger Organe in der mannigfaltigsten Weise mit Qualitäten normaler erwachsener Organe kombinieren. In manchen Fällen weichen die in ihrer Ausbildung gehemmten Organe von den normal entwickelten durch ihre geringe Größe ab; Beispiele hierfür liefern die Blätter etiolierter Sprosse vieler Pflanzen. In anderen Fällen bleiben die Spreiten weniger in der Größe als in ihrer Form zurück, z. B. bei den unter Wasser gezogenen Exemplaren von *Sagittaria*, bei der *Retinispora*-Form mancher Koniferen, bei verschiedenen Triebspitzengallen u. a. Drittens kann die Plastik des Blattes unentwickelt bleiben: entweder die ursprüngliche Faltung und Rollung der Blattspreite bleibt erhalten, wie an künstlich getriebenen Zweigen von *Aesculus*, *Ginkgo* u. a., an etiolierten Exemplaren von *Viola*, vielen Blattgallen (Eriophyiden auf *Fagus* u. a.), oder die Neigung des Blattes zur Achse bleibt die ursprüngliche, z. B. an den unter Wasser entfalteten Weidenblättern, an der Triebspitzengalle von *Glechoma* (*Perrisia*) usw. Selbstverständlich können die Blätter auch in mehr als einer Hinsicht „zurückbleiben“. — Die hier gewählten Beispiele sollen gleichzeitig veranschaulichen, daß unter Einwirkungen der verschiedensten Art Hemmungsbildungen gleichen oder ähnlichen Charakters entstehen können.

Schließlich kann ein Krankheitsbild noch dadurch gekennzeichnet sein, daß bei ihm sich die Charaktere der Hypoplasie mit solchen mischen, die durch eine das Maß normaler Entwicklung überschreitende Wachstumsleistung zustande kommen: namentlich aus der Reihe der organoiden Gallen ließen sich zahlreiche Beispiele hierfür erbringen. —

Nicht geringer als die den Morphologen beschäftigende, durch Hemmung der Organentwicklung bewirkte Mannigfaltigkeit ist die mikroskopisch wahrnehmbare, welche bei Hemmung der Zellen- und Gewebeentwicklung

1). Das Wort Hypoplasie entstammt dem Wortschatz der medizinischen Wissenschaften, der Terminus Hemmungsbildungen ist auch den Botanikern längst geläufig.

2) Vgl. GÖBEL, Organographie, 2. Aufl. 1914, und die daselbst zitierte Literatur; ferner KÜSTER, Die Gallen der Pflanzen, 1911.

zum Ausdruck kommt, da auch in seiner histologischen Entwicklung ein Pflanzenorgan bald früher, bald später aufgehalten erscheinen kann, und überdies auch bei benachbarten Zellen- und Gewebeformen des nämlichen Organs der Grad der Hemmung, den sie erfahren, ein ganz verschiedener sein kann.

Auch darin stimmen die Hypoplasien der Gewebebildung mit den der Organproduktion überein, daß es wohl keinen Teilvorgang der Ontogenese gibt, der nicht unter der Einwirkung bestimmter Bedingungen in seinem Ablauf gehemmt werden könnte: sämtliche histogenetischen Prozesse, deren Summe die normale Ontogenie eines Organs ausmacht, können zu hypoplastischem Ablauf gebracht werden; das gilt sowohl für die progressiven Vorgänge, welche am Aufbau eines Gewebes oder eines Organes beteiligt sind, als auch für die regressiven Veränderungen, die den Abbau der Zellen und Gewebe vorbereiten, und die dem physiologischen Tod vorauszuweichen pflegen. In solchen Fällen wird Lebensverlängerung bestimmter Zellen oder Gewebe das Resultat der Entwicklungshemmung werden können.

Die hypoplastischen Bildungen, deren Schilderung mit diesen Zeilen eingeleitet werden sollte, stellen, wie bereits oben angedeutet wurde, im allgemeinen Hemmungsbildungen dar, welche durch unvollkommene Entwicklung irgendwelcher Zellen- und Gewebeformen gekennzeichnet sind, und bei welchen diese unfertige Phase das definitive Entwicklungsbild der betreffenden histologischen Anteile abgibt. Nur eine geringe Rolle neben jenen spielen diejenigen Hypoplasien, bei welchen der hypoplastische Entwicklungszustand nicht der definitive zu sein braucht, sondern durch nachträgliche Wiederaufnahme der Entwicklung der hypoplastische Charakter völlig oder wenigstens teilweise getilgt werden kann.

Schließlich wäre noch derjenigen Hypoplasien zu gedenken, bei welchen es sich lediglich um Hemmung des Entwicklungstempos handelt, ohne daß das spät erreichte Endprodukt der Entwicklung von dem der entsprechenden normalen als hypoplastisch sich unterscheiden ließe. Eben aus diesem Grunde werden Hypoplasien der letzten Art mehr den Physiologen als den Anatomen interessieren.

Alle Werdeprozesse, die die pflanzlichen Zellen und Gewebe durchmachen, können aufgehalten werden — gleichviel ob durch sie quantitative oder qualitative Veränderungen an dem in Entwicklung begriffenen Material zustande kommen. Als quantitative Hypoplasie wollen wir diejenige bezeichnen, bei welcher die Größenentwicklung der Zellen oder ihre Vermehrung gehemmt erscheinen; von qualitativer Hypoplasie wollen wir dann sprechen, wenn die Ausbildung der Zellen hinsichtlich der Qualität ihrer Wand, ihres Chromatophorenapparates usw. oder die Differenzierung der Gewebe eine unvollkommene bleibt.

a) Quantitative Hypoplasie.

Die Größe der Zellen ist eine Funktion ihres Wachstums und der Intensität des Zellteilungsprozesses: letzterer wirkt der Produktion umfangreicher Zellen entgegen, da durch ihn große Zellen in kleine zerlegt werden.

Quantitative Hypoplasie liegt vor, wenn infolge abnorm geringer Wachstumstätigkeit die Größe der Zellen hinter der normalen zurückbleibt,

oder wenn bei gehemmter Zellenteilung die Zahl der Zellen, aus welchen sich ein Gewebe aufbaut, die normale nicht erreicht.

Abnorm kleine Zellen sah KLEBS¹⁾ in seinen Kulturen von *Euastrum verrucosum* entstehen: in 10%iger Rohrzuckerlösung war nach den Teilungen das Wachstum der Zellen derart behindert, daß die Tochterzellen sich von neuem teilten, ehe sie ihre normale Größenentwicklung erfahren hatten; die neue Generation führte dasselbe aus. So entstanden nicht nur abnorm gestaltete Zellen, die vom Typus der Spezies merklich abwichen (vgl. Fig. 182 a), sondern auch Zwergexemplare (vgl. Fig. 182 b), die erheblich kleiner waren als ihre normalen Vorfahren und nicht lange lebensfähig blieben. Offenbar liegt hier eine Hemmungsbildung vor: die Wachstumstätigkeit der einzelnen Zellen wird vorzeitig abgeschlossen, es resultieren abnorm kleine Individuen²⁾.

Wenn bei den höheren Pflanzen Hypoplasie in der Produktion abnorm kleiner Zellen sich kundgibt, liegen die Verhältnisse meist so, daß die unter normalen Wachstumsbedingungen auf die letzte Zellenteilung folgende Periode der Streckung nicht eintritt oder vorzeitig zum Abschluß kommt.

Selbstverständlich ist es unmöglich, Hemmungsbildungen dieser Art von „normal“ entwickelten Fällen scharf abzugrenzen. Manche Gewebe, wie z. B. das Palisadenparenchym vieler Blätter, Kork und primäre Rinde mancher Holzgewächse bestehen allerdings aus Zellen von nahezu gleicher Größe. Für viele andere gilt das Gegenteil. Ferner ist zu beachten, daß die Durchschnittswerte, die aus der Messung zahlreicher benachbarter Zellenindividuen gewonnen werden können, nicht allgemeine Gültigkeit für die Zellen des betreffenden Gewebes der vorliegenden Spezies zu beanspruchen haben. Für die Gefäße, Tracheiden und Librifasern verschiedener Bäume haben bereits HARTIG und SANIO³⁾ festgestellt, daß ihre Größe nicht nur von der Jahreszeit, in der sie entstanden, abhängig ist (wie die Betrachtung der Jahresringe lehrt), sondern daß auch in ver-

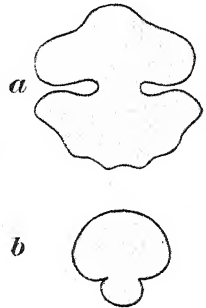


Fig. 182.

Abnorme Desmidiaceenzellen; *Euastrum verrucosum* in Zuckerlösung. a Abnorm gestaltetes Individuum, b Zwergexemplar. Nach KLEBS.

1) KLEBS, Beitr. z. Biol. d. Pflanzenzelle (Tübinger Untersuchungen 1888, 2, H. 3, 547).

2) Ähnlichen Faktoren dürfte wohl auch die von BENNETT beschriebene, ebenfalls der Gattung *Euastrum* angehörige „Bastardform“ ihre Entstehung verdanken (A hybrid desmid, Ann. of Bot. 1889, 4, 171).

3) HARTIG, TH., Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands 1851, 207; SANIO, Vergleichende Untersuchungen üb. d. Elementarorgane d. Holzkörpers (Bot. Zeitg. 1863, 21, 126); Vergleich. Untersuch. üb. d. Zusammensetzung d. Holzkörpers (ibid. 396); Üb. d. Größe d. Holzzellen in der gemeinen Kiefer (Jahrb. f. wissensch. Bot. 1872, 3, 401); Anat. d. gemeinen Kiefer (ibid. 1873, 9, 50). Zahlreiche Messungen, die zu analogen Resultaten führten, hat SIERP veröffentlicht (Üb. d. Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, 53, 1; dort auch kritische Verarbeitung der älteren Literatur); vgl. ferner HÄMMERLE, Zur Organisation v. *Acer pseudoplatanus* (Bibl. bot. 1900, 50) und die daselbst zitierte Literatur.

schiedenen Jahrgängen, in verschiedener Höhe des Baumes usw. Elemente von gesetzmäßig wechselnder Größe anzutreffen sind.

Trotz diesen und anderen Schwierigkeiten, die der zuverlässigen Ermittlung der Durchschnittswerte im Wege stehen, ließen sich viele Beispiele für quantitative Hypoplasie im angeführten Sinne beibringen, da gar nicht selten die Reduktion der Zellengröße so erheblich wird, daß sie ohne weiteres als abnorm erkannt werden kann.

Kausal leicht verständlich sind diejenigen Fälle, in welchen allseits wirkender, hinreichend starker Druck das Wachstum der Zellen primärer und sekundärer Gewebe hemmt und abnorm kleine Elemente entstehen läßt; hierüber haben KRABBE, HOTTES, PREIN, GRABERT u. a. Mitteilungen gemacht¹⁾.

In allen anderen Fällen ist die Entstehung abnorm kleiner Zellen auf Ernährungshemmungen irgendwelcher Art zurückzuführen.

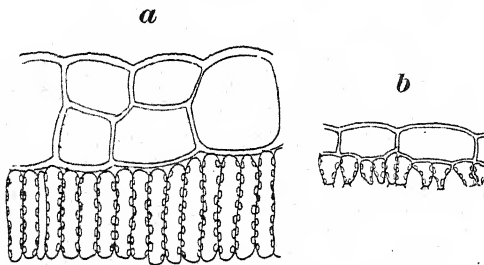


Fig. 183.

Quantitative Hypoplasie, Hemmung des Zellenwachstums bei *Ficus stipulata*. a Teil des Querschnittes durch ein Sonnenblatt, b durch ein Schattenblatt. Nach STAHL.

Abnorm kleine Zellen finden sich zunächst bei den Hunger- und Kümmerzwergen²⁾. Zwergexemplare, die nur ein Fünftel oder nur ein Zehntel der normalen Größe erreichen, bestehen zwar nicht aus entsprechend stark verkleinerten Zellen, wohl aber läßt sich wenigstens bei bestimmten Zellenarten eine deutliche Reduktion des Volumens konstatieren. Für Wellenkalk bewohnende Zwerge ließen sich abnorm kleine Schließzellen feststellen³⁾.

Auch andere Einflüsse als diejenigen, welche „Verzweigung“ ganzer Pflanzen hervorrufen, hemmen das Wachstum der Mesophyllzellen oft sehr erheblich. Das lehrt zunächst ein Vergleich der Sonnen- und Schattenblätter⁴⁾: bei den letzteren sind nicht nur die Mesophyllzellen oft stark verkürzt, sondern auch die Epidermiszellen sehr klein (vgl. Fig. 183 a und b). Dieselbe Reduktion der Zellengröße läßt sich an den von GRIFFON⁵⁾ untersuchten Varietäten mit mattgrünen Blättern konstatieren,

1) KRABBE, Üb. d. Wachstum des Verdickungsringes u. der jungen Holzzellen (Abhandl. Akad. Wiss. Berlin 1884, 21); HOTTES, Üb. d. Einfluß v. Druckwirkungen auf d. Wurzel v. *Vicia faba*, Diss., Bonn 1901; PREIN, Üb. d. Einfl. mechan. Hemmungen auf d. histol. Entwicklung d. Wurzeln, Diss., Bonn 1908; GRABERT, W., Üb. d. Einfl. allseitiger radialer Wachstumshemmung d. Pflanzenstengels, Diss. Halle 1914.

2) GAUCHERY, Rech. s. le nanisme végétal (Ann. sc. nat. bot., sér. 8, 1899, 9, 61); SIERP, a. a. O. 1913. Anders als die „Kümmerzwerge“ verhalten sich nach SIERP die irgendwelchen erblichen Zwerggrassen angehörigen Individuen; diese entstehen nicht immer aus ungewöhnlich kleinen, sondern enthalten in manchen Fällen auch ungewöhnlich große Zellen.

3) LIPPOLD, E., Anpassung d. Zwergpfl. d. Würzburger Wellenkalks nach Blattgröße u. Spaltöffn. (Verhandl. phys.-med. Ges. Würzburg 1904, 36, 337).

4) Literatur s. u. p. 261 Anm.

5) GRIFFON, L'assimilation chlorophyllienne et la coloration (Ann. sc. nat. bot., sér. 8, 1899, 10, 1).

an panaschierten Pflanzen (s. o. Fig. 27), an Exemplaren, die durch Parasiten geschädigt worden sind u. a. m.¹⁾

Abnorm enge Gefäße finden sich nicht nur in den Leitbündeln der Zwergexemplare, sondern auch bei schlecht ernährten großen Individuen²⁾, bei den etioliierten Pflanzen, bei den von Pilzen infizierten oder von Gallentieren in ihrer Entwicklung gehemmten Individuen usw.

Sind die Zellen der am Aufbau eines Organes beteiligten Gewebeschichten zu ungleich starkem Wachstum befähigt, so wird die Hemmung der Wachstumstätigkeit die normalerweise mit starkem Wachstum sich beteiligenden Elemente auffälliger beeinflussen können als die schwächer wachsenden; die Blätter, die *Cyanotis zeylanica*³⁾ an trockenen Standorten entwickelt, unterscheiden sich von den an feuchten Plätzen erwachsenen dadurch, daß die gewaltigen Palisaden der wasserspeichernden Gewebeschicht bei den letzteren in ihrer Entwicklung stark gehemmt werden, so daß das Querschnittsbild der Blätter ein ganz verändertes Bild aufweist, und das Massenverhältnis, das zwischen den verschiedenen Gewebsformen eines Organs besteht, sinnfällig abnorm wird (Fig. 184). Sehr empfindlich hinsichtlich ihres Breitenwachstums sind die Gefäße, deren Durchmesser vielfach geradezu einen Indikator für die Beurteilung der auf den Organismus während der Gefäßentwicklung einwirkenden Umstände abgibt, ähnlich verhalten sich die Palisaden im Mesophyll der Blätter u. a.; andererseits zeigen z. B. die Schließzellen, was ihre Längsausdehnung betrifft, oftmals eine bemerkenswerte Konstanz.

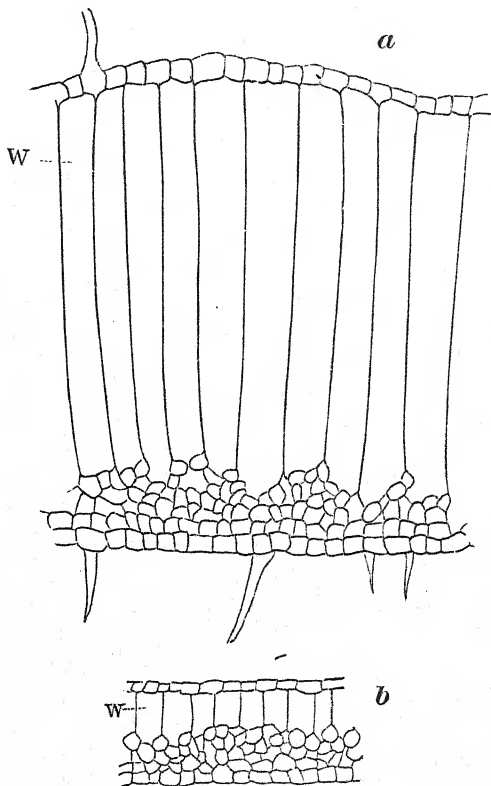


Fig. 184.

Hypoplasie einzelner Gewebelagen. Blatt von *Cyanotis zeylanica* an trockenen (a) und feuchten (b) Standorten; W wasserspeicherndes Gewebe.

Nach SCHWENDENER-HOLTERMANN.

1) TIMPE, Beitrag z. Kenntnis d. Panaschierung, Diss., Göttingen 1900; LEIST, Üb. d. Einfluß d. alpinen Standorts auf d. Ausbildung d. Laubblätter (Mitteil. Naturf. Ges. Bern 1889); KLEBAHN, Üb. eine krankhafte Veränderung d. *Anemone nemorosa* usw. (Ber. d. D. bot. Ges. 1897, 15, 527) u. v. a.

2) Vgl. z. B. PETHYBRIDGE, Beiträge z. Kenntnis d. Einwirkung d. anorgan. Salze auf d. Entwickl. u. d. Bau d. Pfl., Diss., Göttingen 1899; daselbst weitere Literaturnachweise.

3) HOLTERMANN, Anatomisch-physiol. Untersuchungen in den Tropen (Sitzungsbericht Akad. Wiss. Berlin 1902, Nr. 30, 656); SCHWENDENER, Üb. d. gegenwärtigen Stand der Deszendenzlehre in d. Botanik (Naturwiss. Wochenschr. 1902, N. F., 2, 121).

Wie sehr die Größe der Zellen sekundärer Gewebe von äußeren und inneren Bedingungen beeinflusst wird, lehrt z. B. die Histologie des normalen Xylems jahrringbildender Holzpflanzen. Die pathologische Anatomie kann Hemmungen in der Größenentwicklung der Xylemanteile an sehr zahlreichen Beispielen erläutern.

Kleinzelliges Holz entsteht nach verschiedensten Störungen in der Ernährung; für die Kiefer hat HARTIG wiederholt konstatiert, daß bei schwachwüchsigen Exemplaren die Tracheiden kleiner sind als bei normal entwickelten. Überhaupt wird die Lumenweite der Gefäße auch im sekundären Xylem durch die verschiedensten schädlichen Einflüsse leicht alteriert¹⁾.

Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf das Längenwachstum der Xylemelemente geben neben anderen die Versuche von WIEDERSHEIM Auskunft²⁾; an verschiedenen Holzgewächsen konstatierte der genannte Autor, daß unter dem Einfluß künstlichen mechanischen Zuges die Holzzellen nicht ihre normale Länge erreichen können. Allerdings sind die Unterschiede nicht erheblich; bei *Fagus sylvatica* var. *pendula* verhalten sich z. B. die Holzzellen normaler Äste zu den der belasteten wie 33,224 zu 29,525 usw.

* *

Hemmung des Zellteilungsvorganges kann zu abnormen Strukturbildern verschiedener Art führen, je nachdem ob mit der Zellteilung auch das Zellenwachstum unterdrückt oder gehemmt wird, mit welchem jenes normalerweise sich verbunden zu zeigen pflegt — oder ob das Zellenwachstum seinen normalen oder nahezu normalen Fortgang nimmt, und nur der Prozeß der Zellteilung Hemmungen erfährt. Wir beginnen mit dem zuerst genannten Fall, der weitaus der häufigere ist, und mit dessen Behandlung wir an das über Zellenwachstum soeben Gesagte anzuknüpfen haben.

Daß Organe oder Organstücke — Blätter, Internodien usw. — aus einer abnorm geringen Zahl von Zellen bestehen, trifft für die der zwergenhaften Hungerexemplare zu; diese setzen sich nicht nur aus abnorm kleinen Zellen zusammen, sondern bleiben auch in der Zahl der sie aufbauenden Zellen unter dem Normalen. Nach OBATON bestehen die Zwergblätter unserer Laubbäume (*Castanea*, *Ulmus*, *Tilia*, *Fagus* usw.) aus normal großen Zellen³⁾.

1) HARTIG, R., D. Verschiedenheiten in d. Qualität u. im anat. Bau d. Fichtenholzes (Forstl.-Naturwiss. Zeitschr. 1892, **1**, 209); Wachstumsuntersuchungen an Fichten (ibid. 1896, **5**, 1). Weitere Beispiele z. B. bei H. v. MOHL, Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln (Bot. Zeitg. 1862, **20**, 269); WIELER, Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume (Tharander forstl. Jahrb. 1892, **42**, 72); Holzbildung auf Kosten des Reservematerials der Pflanzen (ibid. 1897, **47**, 172). Über die reichhaltige forstbotanische Literatur, die sich mit der Hemmung des Dickenwachstums befaßt, die unter dem Einfluß extremer klimatischer und meteorologischer Bedingungen nachweisbar wird, berichtet z. B. BÜSGEN, Bau u. Leben uns. Waldbäume, 2. Aufl. 1917, 135 ff.

2) WIEDERSHEIM, Üb. d. Einfluß d. Belastung auf d. Ausbildung v. Holz- u. Bastkörper bei Trauerbäumen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, **37**, 41); vgl. auch das später über „Rotholz“ Gesagte.

3) OBATON, F., S. le nanisme des feuilles des arbres (Rev. gén. de bot. 1922, **34**, 264).

Für unsere histologischen Betrachtungen sind nur diejenigen Fälle von Interesse, in welchen bei einer Verkürzung der Internodien, einer Reduktion der Blattspreite usw. durch die Verminderung der Zellenzahl eine Abweichung in der histologischen Struktur des betreffenden Organes zustande kommt. Solche Fälle liegen beispielsweise vor, wenn in Schattenblättern (vgl. Fig. 183 und 185) die Zahl der Zellschichten im Mesophyll abnimmt, und wenn durch Verschwinden einer oder mehrerer Palisadenschichten das Verhältnis zwischen diesen und dem Schwammparenchym sich ändert.

Im Mesophyll des Sonnenblattes von *Fagus silvatica* (vgl. Fig. 185 *b*) liegen sechs bis acht und mehr Zellschichten übereinander, in dem Schattenblatt nur drei (Fig. 185 *c*); bei mittelstarkem Lichtgenuß hält auch die Ausbildung des Mesophylls die Mitte (Fig. 185 *a*)¹⁾.

1) Vgl. besonders STAHL, Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms (Bot. Zeitg. 1880, **33**, 868); Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter (Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1883, **16**). Ferner PICK, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes (Bot. Zentralbl. 1882, **11**, 400); HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanatomie, 6. Aufl. 1924, 282 (dasselbst auch weitere Literaturangaben). HANTON, H. C., Leaf-struct as related to environment (Americ. Journ. of bot. 1917, **4**, 533; betrifft Blätter von *Tilia americana*, *Acer saccharinum*, *Quercus macrocarpa*, *Platanus occidentalis*, *Fraxinus pleuro-sylvanicum* aus der Mitte und von der Peripherie der Kronen). RÜBEL, ED., Exper. Unters. ü. d. Beziehungen zw. Wasserleitungsbahn u. Transpirationsverhältnissen bei *Helianthus annuus* L. (Beih. z. Bot. Zentralbl., Abt. I, 1920, **37**, 1, 19). RHEA, M. W., Stomata a. hydathodes in *Campanula rotundifolia* L. a. their relation to environment (New Phytol. 1921, **20**, 56). BUDDÉ empfiehlt Blätter, deren Palisadenschicht mäch-

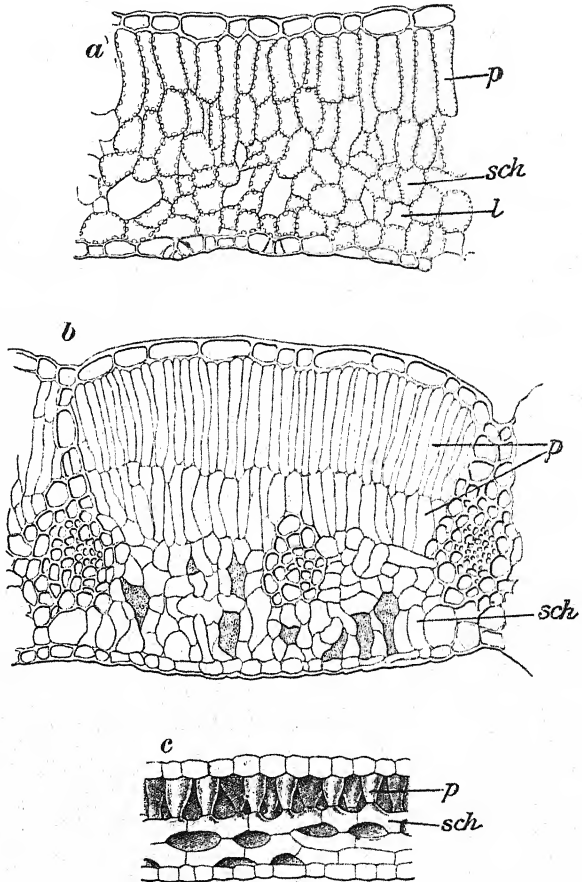


Fig. 185.

Quantitative Hypoplasie; *Fagus silvatica*, Querschnitte durch verschieden stark belichtete Blätter: *a* ein bei mittlerer Lichtintensität erwachsenes Blatt, *b* typisches Sonnenblatt, *c* typisches Schattenblatt, *p* Palisadenparenchym, *sch* Schwammparenchym, *l* Interzellularräume.

Nach STAHL.

Dieselbe Reduktion der Schichtenzahl konstatierten VESQUE, LOTHELIER u. a.¹⁾ bei Untersuchung der in feuchter Luft erwachsenen Exemplare, GRIFFON²⁾ für *Canna*, *Chrysanthemum* u. a. bei einem Vergleich der mattgrünen Varietäten mit den normal grün gefärbten u. dgl. m. Bei Behandlung der Ökologie der pathologischen Gewebe wird näheres hierüber zu bringen sein.

Dieselbe Abhängigkeit von äußeren Faktoren wie Mesophyll und Epidermis zeigen hinsichtlich Zellen- und Schichtenzahl die vielzelligen Haare vieler Pflanzen, die Gewebe der Rinde u. a. m. — stets in dem Sinne, daß bei verminderter Transpiration weniger Zellen- und Zellschichten ausgebildet werden als unter normalen Verhältnissen³⁾.

Wahrscheinlich handelt es sich auch bei der Erscheinung der Fruchtschalendefekte, die nach SCHÖNBERG bei *Juglans* besonders reichlich nach regenreichen Sommern gefunden werden, um eine Hypoplasie der Perikarpgewebe⁴⁾.

Sehr auffällig ist die Reduktion der Zellenzahl bei den Produkten des Kambiums. Die wechselnde Stärke des Jahreszuwachses unserer Bäume ist wohlbekannt, ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren durch zahlreiche Forschungen geklärt⁵⁾. Um lokal wirkende Faktoren handelt es sich, wenn durch starken Druck die Zellenproduktion des Kambiums verlangsamt wird⁶⁾, oder wenn an der Windseite der Zuwachs dauernd spärlicher bleibt als an der entgegengesetzten⁷⁾. An allen Teilen des Stammumfanges sehen wir gleichmäßig die Wirkungen von Ernährungsstörungen oder die ungünstiger klimatischer Existenzbedingungen zum Ausdruck⁸⁾ kommen: im hohen Norden oder im alpinen Klima ist die

tiger ist als das Schwammgewebe zu den Sonnenblättern zu stellen — zu den Schattenblättern diejenigen, bei welchen das Schwammgewebe der mächtigere Anteil ist (Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Blattes auf Grund volumetr. Messungen, Botan. Arch. 1923, 4, 443). Besonders auffallend werden die Massenverhältnisse, die zwischen den Gewebearten eines Organs bestehen, durch anomale Teilungen verändert; wir kommen bei Besprechung der letzteren auf dieselbe Frage zurück.

1) Vgl. die Versuche von LOTHELIER, Recherches sur les plantes à piquants (Rev. gén. de bot. 1893, 5, 480); ferner VESQUE, Sur les causes et sur les limites des variations de structure des végétaux (Ann. agron. 1894, 9 et 10); VESQUE & VITE, De l'influence du milieu sur la struct. anat. des végétaux (Ann. sc. nat. bot., sér. 6, 1881, 12, 167).

2) GRIFFON, a. a. O. 1899.

3) Mitteilungen über das Blattgewebe einiger Moose (Reduktion der Lamellen bei Feuchtkultur) bei GÖBEL, Organographie, 1. Aufl. 1901, 364.

4) SCHÖNBERG, F., Walnußfrüchte mit mangelhafter Schalenbildung (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1917, 27, 25); OBERSTEIN (Schalenkranke Walnüsse, Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1916, 45, 586) macht für dieselbe Erscheinung Dürre und übergroßen Fruchtansatz verantwortlich; NEUMANN, Eine eigenartige Mißbildung an Walnußfrüchten (Zeitschr. f. Obst-, Wein- u. Gartenbau 1920, 46, 118; vgl. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1921, 31, 125, dort weitere Literatur). Sollte auch die von L. DANIEL beschriebene und abgebildete „Haselnuß“ im Walnußperikarp (S. un fruit de noyer contenant une amande de coudrier, Rev. gén. de bot. 1916, 23, 11) als Hypoplasie einer naheliegenden Erklärung zugänglich sein?

5) Literatur z. B. bei BÜSGEN, a. a. O. 1917.

6) KÜSTER, Über Stammverwachsungen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, 33, 487).

7) HARTIG, R., Wachstumsuntersuchungen an Fichten (Forstl.-Naturwissensch. Zeitschr. 1896, 5, 1); vgl. auch BÜSGEN, Bau und Leben unserer Waldbäume, Jena 2. Aufl., 1917, 98, 99 und die daselbst zitierte Literatur [SCHWEINFURTH u. a.].

8) HARTIG, a. a. O. 1896 (auch Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1871, 3, 340), Holzuntersuchungen 1901, 5. Anschauliche Abbildungen z. B. bei HARPER, A. G., Defoliation: its effects upon the growth and structure of the wood of *Larix* (Ann. of

Zuwachstätigkeit des Verdickungsringes stets spärlicher als in geringer Meereshöhe und in gemäßigten Breiten¹⁾. Dieselbe Hemmung beobachtete OGER an sehr trocken gehaltenen Pflanzen²⁾, FAHRENHOLTZ an den Achsen von Schattensprossen³⁾ usw. JOST ließ *Aesculus* im Dunkeln treiben: das Dickenwachstum des Stammes blieb aus, nur an der Basis der neuen etiolierten Sprosse war kambiale Zellenproduktion nachzuweisen⁴⁾.

Ähnlich wie das holzliefernde Kambium verhält sich auch das Korkmeristem, das nach DOULIOT und FAHRENHOLTZ an der Schattenseite der Zweige sich schwächer betätigt als auf der Lichtseite⁵⁾.

Nach GAUCHERY läßt sich die spärliche Entwicklung der sekundären Gewebe oder der völlige Mangel an solchen zu den ständigen histologischen Kennzeichen verzweigter Exemplare rechnen. Bei manchen ist zwischen Xylem und Phloëm überhaupt keine meristematische Zone mehr nachweisbar; bei anderen erscheint zwar ein Kambium, aber es entwickelt nur eine bescheidene Tätigkeit. Sehr an-

bot. 1913, **27**, 621). — Über japanische Zwergbäume vgl. z. B. MOLISCH, Pflanzenphysiol. als Theorie d. Gärtnerei, 4. Aufl. 1921, 34 ff.; RICHTER, O., Z. Anat. japanisch. Zwergbäumchen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-physik. Kl. 1918, **127**, Abt. I, 427), SORAUER-GRÄBNER, Handbuch d. Pflanzenkrankh., 5. Aufl. 1924, 239 ff.

1) LAZNIEWSKI, Beiträge z. Biologie d. Alpenpflanzen (Flora 1896, **82**, 224); KRAUS, Bemerkungen über Alters- u. Wachstumsverhältnisse ostgrönländischer Holzgewächse. II. Deutsche Nordpolfahrt 1874; KIHLMAN, Pflanzenbiolog. Studien aus Russisch-Lappland (Acta Soc. F. et Fl. Fennica, Helsingfors 1890, **6**, Nr. 3) u. v. a.

2) OGER, Étude expér. de l'action de l'humidité du sol sur la structure de la tige et des feuilles (C.R. Acad. Sc. Paris 1892, **115**, 525).

3) FAHRENHOLTZ, Über den Einfluß von Licht u. Schatten auf Sprosse von Holzpflanzen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1913, Abt. I, **31**, 90).

4) JOST, L., Ü. Beziehungen zw. d. Blattentwickl. u. d. Gefäßbildung in d. Pfl. (Bot. Zeitg., Bd. I, 1893, **51**, 89, 106).

5) DOULIOT, Recherches sur la periderme (Ann. sc. nat. bot., sér. 7, 1889, **10**, 325); Infl. de la lum. sur le dével. du liège (Journ. de Bot. 1889, **3**, 121); FAHRENHOLTZ, a. a. O. 1913.

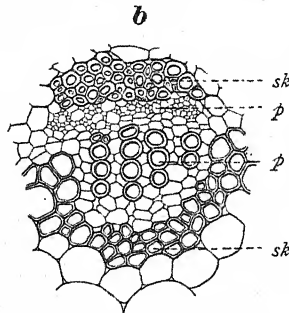
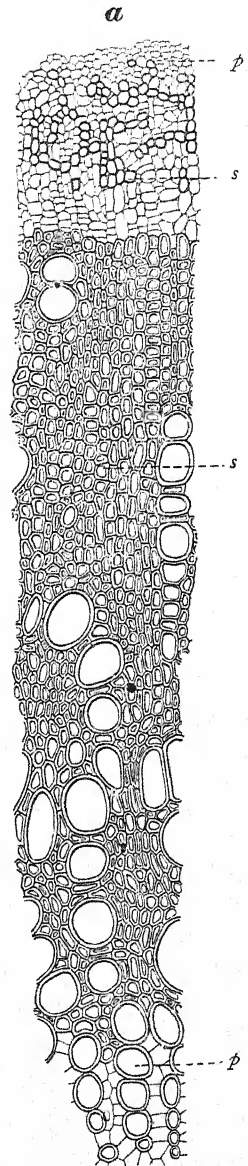


Fig. 186.

Quantitative Hypoplasie: Hemmung des sekundären Dickenwachstums. *a* Querschnitt durch einen normalen Stengel von *Erigeron canadensis* mit reichlich entwickeltem sekundären Holz. *b* Querschnitt durch den Stengel eines stark verzweigten Exemplares, die sekundären Gewebe fehlen. *p* primäre Gewebe (Xylem und Phloëm), *s* sekundäre Gewebe (dgl.), *sk* Sklerenchym.

Nach GAUCHERY.



schaulich macht Fig. 186 den Unterschied zwischen einem normalen (*a*) und einem verzweigten Stengel (*b*) von *Erigeron canadensis*. Zwischen den beiden hier dargestellten Extremen vermitteln alle möglichen Übergangsformen mit mehr oder minder zellenreichen sekundären Geweben.

Völlige Sistierung des sekundären Dickenwachstums wie an den Kümmerzweigen ist auch bei Objekten anderer Art eine häufige Erscheinung. PREIN beobachtete, daß an Wurzeln (Radieschen) unter der Einwirkung allseitigen mechanischen Druckes das Kambium überhaupt nicht in Aktion tritt, sondern sich in Dauergewebe verwandelt¹⁾. —

Lokale Sistierung des Dickenwachstums durch den mechanischen Druck, den ringförmige Verbände auf das Kambium ausüben, läßt sich leicht im Experiment bewirken²⁾. Lokale Hemmung des Dickenwachstums, die von unbekannten inneren Faktoren veranlaßt wird, führt zur „Spannrückigkeit“ mancher Laubbäume (*Carpinus* u. a.) und anderer Anomalien der Stamm- und Wurzelquerschnittsform³⁾.

Wir brauchen hier nicht zu rekapitulieren, daß jeder Wachstumsvorgang ein Mindestmaß von Wärmezufuhr, Ernährung usw. voraussetzt; wir wollen nur auf einige der Fälle aufmerksam machen, in welchen die Unterbrechung des normalen Wachstumsprozesses Abweichungen im histologischen Aufbau der Pflanzen oder ihrer Teile zur Folge hat. Ungünstige Belichtungs- und Ernährungsverhältnisse verzögern stellenweise das Einsetzen der Kambiumtätigkeit⁴⁾ oder können es stellenweise für eine Reihe von Jahren oder dauernd zum Stillstand bringen: schwache Fichtenbäume stellen in den unteren Teilen der Stämme ihr Dickenwachstum ein, ähnlich verhält sich Heckenholz⁵⁾. Daß nur auf einer Längshälfte das normale Dickenwachstum seinen Fortgang nimmt und somit zur Bildung halber Jahresringe führt, beobachtete MER (a. a. O.) an hyponastischen Koniferenzweigen. Inwieweit es sich beim Zustandekommen halber Jahresringe um „normale“ Lebensbedingungen und „normale“ Wachstumserscheinungen handelt, mag dahingestellt bleiben⁶⁾. — Schließlich können auch Vorgänge von eng umgrenztem Wirkungskreis das Dickenwachstum stellenweise zum Stillstand bringen: starker mechanischer Druck⁷⁾, Ernährungsstörungen durch Parasiten⁸⁾ u. a. m. Eine kritische Zusammenstellung des hierüber Bekannten hat ANTEVS gegeben⁹⁾.

* * *

1) PREIN, a. a. O. 1908.

2) Vgl. z. B. GRABERT, a. a. O. (s. o. p. 258 Anm. 1).

3) Vgl. RUBNER, K., D. Hungern d. Kambiums u. d. Aussetzen d. Jahresringe (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1910, **3**, 212). Bei *Pinus silvestris* beobachtete H. HOFFMANN einen abnormen, gelappten Holzkörper, der durch lokale Hemmung der Xylembildung zustande gekommen war (Über abnormale Holzbildung, Zentralbl. f. ges. Forstwesen 1878, 612; vgl. JUST, Jahresber. 1878, **6**, 2, 1187) u. a. m.

4) HARTIG, R., Untersuchungen über die Entstehung und die Eigenschaft des Eichenholzes (Forstl.-Naturw. Zeitschr. 1884, **3**, 1); MER, Sur les causes de variation de la densité des bois (Bull. Soc. Bot. France 1892, **39**, 95); RUBNER, a. a. O. 1910.

5) HARTIG, R., Das Aussetzen der Jahresringe bei unterdrückten Stämmen (Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1869, **1**, 471); Über den Entwicklungsgang der Fichte im geschlossenen Bestande nach Höhe, Form und Inhalt (Forstl.-Naturwiss. Zeitschr. 1892, **1**, 169 u. a. O.).

6) Vgl. LÄMMERMAYR, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde (Sitzungsber. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Wien 1901, **110**, Abt. I).

7) KÜSTER, a. a. O. 1899 u. a.

8) BRUNCHORST, Nogle norske shovsygdomme (Bergens Mus. Aarbog 1892; Just. Jahresbericht 1896, **21a**, 438; einseitige Jahresringe nach Infektion mit *Peridermium pini*); MER, Le chaudron du sapin (Rev. gén. de bot. 1894, **6**, 153).

9) ANTEVS, a. a. O. 1917, 332 ff.

Durch eine Verminderung der Zellenzahl werden auch diejenigen Fälle gekennzeichnet, in welchen der Prozeß der Zellenteilung unterdrückt wird, das Wachstum aber normalen oder nahezu normalen Fortgang nimmt; es resultieren alsdann ebenso abnorm große Zellen, wie in denjenigen Fällen, die durch Steigerung des Wachstums über das Normalmaß hinaus gekennzeichnet werden. Es wird derartigen Befunden gegenüber nicht immer leicht sein, zu entscheiden, ob noch von Hypoplasie, d. h. von Hemmung eines Bildungsvorganges gesprochen werden darf oder von Hypertrophie; wir verschieben die Besprechung dieser Fälle bis zum Schluß des Kapitels.

b) Qualitative Hypoplasie.

Werden diejenigen Vorgänge gehemmt oder völlig unterdrückt, welche nicht die Größe oder die Zahl der Zellen, sondern die Qualität der Zellen oder Gewebe bestimmen, so wollen wir von qualitativer Hypoplasie sprechen, auch dann, wenn es sich um Vorgänge handelt, die lediglich oder in erster Linie auf die Quantität irgend welcher Zellenbestandteile wirken, wie z. B. das fortschreitende Dickenwachstum der Membranen.

Unvollkommene Entwicklung der Zelle.

Unzweifelhaft können sämtliche Teilprozesse, welche die Ausgestaltung der Zelle bewirken, mehr oder weniger starke Hemmungen erfahren. Wir beschränken uns auf die Schilderung der Membran und einiger deutlich erkennbarer Inhaltsbestandteile der Zelle.

Die Entwicklung der Zellmembran kann in verschiedenem Sinne einer Hemmung anheimfallen.

Offenbar geschieht es nur nach schweren Schädigungen der Zellen — z. B. durch Zentrifugenbehandlung, nach Narkotisierung usw. —, daß die neue Querwand einer sich teilenden Zelle unvollkommen bleibt, und statt zweier Tochterzellen zwei miteinander kommunizierende Kammern entstehen. *Spirogyra* ist nach dieser Richtung wiederholt untersucht worden (vgl. Fig. 218)¹⁾. Inwieweit sich Zellen mit zentripetaler und zentrifugaler Querwandentwicklung bei solcher Hypoplasie verschieden verhalten, bedarf weiterer Untersuchung.

Weit verbreitet sind die Fälle, in welchen das sekundäre Dickenwachstum der Membranen ganz oder teilweise in Wegfall kommt; die Zellen der Epidermis, die Gefäße, die Sklerenchym- und Kollenchymzellen zeigen alsdann nur mäßig verdickte Wände, oder die typische Ausbildung des Sklerenchyms und Kollenchyms unterbleibt gänzlich.

Veranlaßt wird die Hypoplasie in der Mehrzahl der Fälle durch Ernährungsstörungen — gleichviel ob es sich um etiolierte Pflanzen handelt oder um solche, die unter Wasser oder im dampfgesättigten Raum kultiviert werden, oder ob Infektion durch parasitische Pilze oder Tiere die

1) Vgl. z. B. GERASSIMOFF, Üb. d. kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten (Bull. soc. imp. Natur. Moscou 1892, 140); Üb. ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten (Zur Physiol. d. Zellen) (ibid. 1896); KÜSTER, Experim. Physiol. d. Pflanzenzelle (ABDERHALDENS Handb. d. biochem. Arbeitsmethoden Abt. XI, Teil I, 1924, 961); vgl. ferner die zu Fig. 218 zitierte Literatur.

Störung herbeiführt¹⁾; in allen Fällen handelt es sich hinsichtlich der Membranausbildung um die gleichen Symptome. Schwach entwickelte Membranen finden sich ferner vielfach bei verzweigten Exemplaren, bei welchen die Bildung der mechanisch wirksamen Gewebe oft ganz unterbleibt. Gleichzeitig konstatieren wir in denselben Fällen fast überall, daß die Kutikula der Epidermiszellen eine abnorm schwache Entwicklung erfährt.

Ein Membranverdickungsprozeß besonderer Art ist der, welcher die bekannten Armpalisaden der *Pinus*-Nadeln kennzeichnet²⁾: die unvollkommenen Septen der Mesophyllzellen kommen, wie BONNIER gezeigt hat, nicht zur Entwicklung, wenn die Pflanzen bei ununterbrochener Beleuchtung kultiviert werden³⁾.

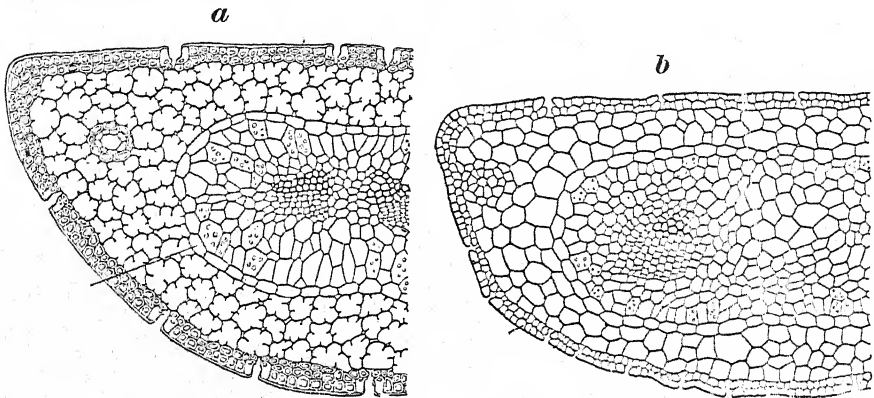


Fig. 187.

Qualitative Hypoplasie: Hemmung der Armpalisadenbildung. Querschnitt durch die Nadel von *Pinus austriaca*; *a* im gewöhnlichen (unterbrochenen), *b* im kontinuierlichen elektrischen Lichte kultiviert. Nach BONNIER.

Nicht anders verhalten sich die Zellen der Kryptogamen. Hypoplasie der Membranausbildung beobachteten MAYUS und IWANOFF an Uredineen, die sich an schattigen Standorten entwickelt hatten; die Peridienzellen der Sonnenäziden waren sehr dickwandig⁴⁾.

1) Vgl. die oben genannte Literatur über Schattenblätter, ferner WAKKER, Untersuchungen über den Einfluß parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, **24**, 499); TUBEUF, Pflanzenkrankheiten durch kryptogame Parasiten verursacht, Berlin 1895, 53 ff.; KNY, Eine Abnormität in der Abgrenzung der Jahresringe (Sitzungsber. Naturf. Fr. Berlin 1890, 138, dünnwandiges Herbstholz); GAUCHERY, a. a. O. 1899. Sehr auffällig ist, daß an schlecht ernährten Exemplaren (Beobachtungen an Wasserkulturen von PETHYBRIDGE, a. a. O. 1899) die Zellen im Zentralzylinder der Wurzeln abnorm dicke Wände besitzen.

2) REINHARDT, Die Membranfalten in den *Pinus*-Nadeln (Bot. Zeitg., Abt. I, 1905, **63**, 29).

3) BONNIER, Infl. de la lumière électr. continue s. la forme et la structure des pl. (Rev. gén. de bot. 1895, **7**, 241); KLEBAHN (Über eine krankhafte Veränderung der *Anemone nemorosa*. Ber. d. D. bot. Ges. 1897, **15**, 527) beobachtete nach Infektion durch Pilze Ersatz der Palisadenzellen durch einfachere Zellenformen.

4) MAYUS, Die Peridienzellen der Uredineen in ihrer Abhängigkeit von Standortverhältnissen (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1903, **10**, 644); IWANOFF, B., Untersuchungen über den Einfluß des Standortes auf den Entwicklungsgang und den Peridienbau der Uredineen (ibid. Abt. II, 1907, **18**, 265).

Oogonien mit ungetüpfelten Wänden anstatt getüpfelter sah HORN¹⁾ an *Achlya* unter bestimmten Kulturbedingungen entstehen.

Diatomeen können unter ungünstigen Lebensverhältnissen ihre Schalenstruktur schwächer entwickelt zeigen als unter normalen Bedingungen: nach HÉRIBAUD²⁾ ist die Streifung der Schalen von *Gomphonema*, *Navicula*, *Stauroneis* und *Synedra* nur wenig ausgeprägt, wenn die Kulturen bei schwachem Licht gehalten werden, nach KARSTEN³⁾ wird die Bildung der Kieselstäbchen an *Skeletonema costatum* unterdrückt, wenn die Organismen in völliger Ruhe auf dem Boden des Kulturgefäßes sich überlassen bleiben. Im ersten Falle wird die Membranentwicklung wohl auf die verminderte assimilatorische Tätigkeit der Zellen zurückzuführen sein; auch bei KARSTENS Experiment werden die ruhenden Zellen in ungünstigeren Ernährungs- und Atmungsverhältnissen sich befunden haben als diejenigen, welche in ununterbrochener passiver Bewegung fortwährend nährstoffhaltigen und sauerstoffreichen Wasserschichten zugeführt werden.

Bei *Oedogonium*, dessen Querwandbildung bekanntlich durch Ablagerung eines Zelluloserings eingeleitet wird, läßt sich bei Verabfolgung reichlicher organischer Nahrung (Zucker) ein vereinfachter Modus der Wandbildung ohne Zelluloserings beobachten⁴⁾.

Drittens kommen die chemischen Veränderungen in Betracht, welche die Wand vieler Zellen im Laufe ihrer Entwicklung durchmacht, besonders der Verholzungsprozeß. Während das Dickenwachstum der Membran bei den verschiedensten Gewächsen und durch störende Einflüsse der verschiedensten Art gehemmt werden kann, sind die Fälle selten, in welchen verdickte Zellenwände, wie die des Sklerenchyms, der Gefäße usw., von der Verholzung ausgeschlossen bleiben. Nach COSTANTIN kann bei Wasserkulturen die Verholzung in den Geweben der Wurzeln ausbleiben⁵⁾; weitere Beispiele liefern die von *Roestelia* infizierten *Crataegus*-Zweige, deren Markstrahlparenchym unverholzt bleibt⁶⁾, die von *Albugo* befallenen *Raphanus*-Sprosse, deren Gefäße unverholzt bleiben⁷⁾ u. a. m. — Auffallend ist, daß auch unter den Lebensbedingungen, die unseren Obstbäumen bei der Kultur zur Verfügung gestellt werden — vielleicht sind reichliche Wasserzufuhr und überreiche Ernährung die ausschlaggebenden Faktoren — der Verholzungsprozeß ausbleiben kann: SORAUER⁸⁾ fand im Fruchtkuchen das Mark zum Teil unverholzt. Unvollkommen bleibt die Verholzung des sekundären Holzes oft in der Weise, daß die Außenfläche des Xylemzylinders, soweit sklerosiertes verholztes Gewebe vorliegt, allernächst Unebenheiten, sein Querschnitt wellenartigen Verlauf zeigt, indem

1) HORN, Experimentelle Entwicklungsveränderungen bei *Achlya polyandra* DE BARY (Ann. mycol. 1904, 2, 207).

2) HÉRIBAUD, De l'infl. de la lumière et de l'altitude sur la striation des valves des Diatomées (C. R. Acad. Sc. Paris 1894, 118, 82).

3) KARSTEN, Die Formveränderung von *Skeletonema costatum* (GREV.) GRUN. und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren (Wissensch. Meeresunters. 1898, 3, 13).

4) KLEBS, Bedingungen der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen, Jena 1896, 288.

5) COSTANTIN, Recherches sur l'infl. qu'exerce le milieu sur la structure des racines (Ann. sc. nat. bot., sér. 7, 1, 135, 171).

6) WAKKER, a. a. O. 1892.

7) PEGLION, Studio anat. di alc. ipertrofie indotte dal *Cystopus candidus* in alc. org. di *Raphanus raphanistrum* (Riv. pat. veg. 1892, 1, 265).

8) SORAUER, Nachweis der Verweichlichung der Zweige unserer Obstbäume durch die Kultur (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1892, 2, 66, 143).

hier und da die Sklerose ausgesetzt hat (Fig. 188): die Erscheinung ist außerordentlich weit verbreitet und tritt nach ungeeigneter Ernährung, nach parasitärer Infektion und nach den verschiedensten anderen Insulten zutage. Hemmung der Verholzungsprozesse gehört nach ZWEIFELT zu den Kennzeichen vieler Aphidengallen¹⁾ usw.

Daß reichliche Düngung der Kulturpflanzen die Verholzung aufhalte und der Entstehung ligninfreien Parenchyms Vorschub leiste, ist schon wiederholt bemerkt worden. Kritische Prüfung der Frage wäre erwünscht.

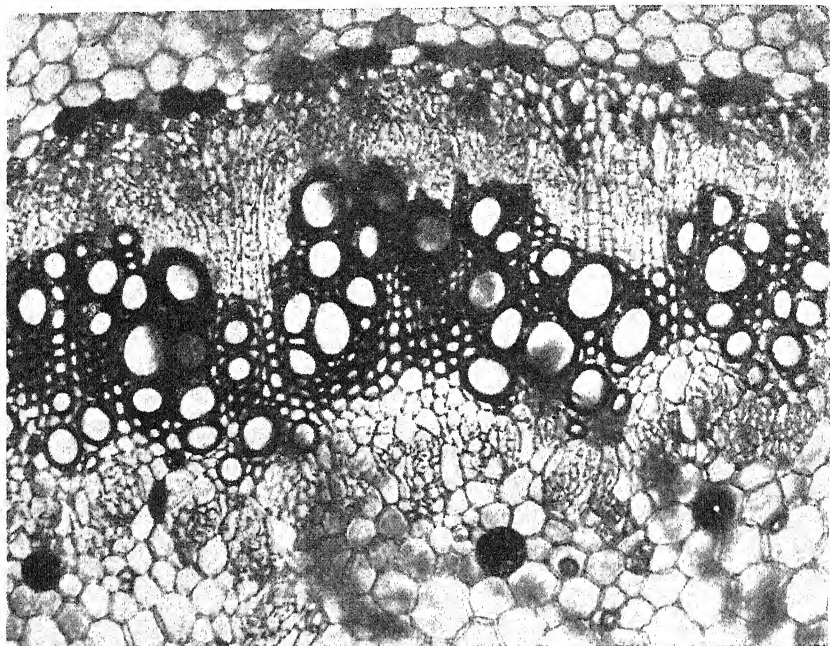


Fig. 188.

Unvollkommene Sklerose des sekundären Holzes: Querschnitt durch die Achse einer an Blattrollkrankheit leidenden Kartoffelpflanze. Nach ARTSCHWAGER²⁾.

Weiterhin ist noch der Lösungserscheinungen zu gedenken, die unter normalen Verhältnissen an den Membranen mancher Zellen auftreten und zur Bildung von Zellfusionen, wie der Gefäße, führen. Unter abnormen Bedingungen kann die Lösung ausbleiben: statt der Gefäße kommen nur Tracheiden zur Entwicklung. Da unter der Einwirkung ungünstiger Lebensverhältnisse die Lumenweite der Gefäße stark abnimmt, ist es nicht immer leicht, über das Eintreten oder Ausbleiben der Fusion Auskunft zu geben. WAKKER sah die Resorption an verschiedenen von Pilzen infizierten Pflanzen ausbleiben (*Vaccinium-Exobasidium*, *Crataegus-Roestelia*, *Rhamnus-Puccinia*). Zweifellos wird sich auch in etio-

1) ZWEIFELT, Blattlausgallen, unter besond. Berücksichtigung d. Anat. u. Ätiol. (Zentralbl. f. Bakteriol., Abt. II, 1917, **47**, 408, 427).

2) ARTSCHWAGER, Occurrence and significance of phloem necrosis in the irish potato (Journ. of agricult. research 1923, **24**, 237).

lierten Blättern und Stengeln und bei Individuen, die bei gehemmter Transpiration erwachsen sind, die gleiche Hemmung in der Ausbildung der wasserleitenden Elemente nachweisen lassen. Die weitleumigen Gefäße der Kurbitazeen eignen sich zur Prüfung dieser Hypoplasien besonders gut. ZIMMERMANN hat festgestellt, daß in der Nähe von Wunden im Stengel von *Peponium usambarense* die Gefäßquerwände sich nur unvollkommen lösen und sich meist von mehreren Löchern durchbrochen zeigen, wie Fig. 189 veranschaulichen soll.

Schließlich kann die abweichende Ausbildung der Membran auch noch Eigenschaften betreffen, über welche die mikroskopische Untersuchung nicht ohne weiteres Auskunft gibt, wie ihre Festigkeit. Zusammenhängende Untersuchungen sind hierüber noch nicht angestellt worden¹⁾; eine Entscheidung darüber, ob auch solche Anomalien als Hypoplasien bezeichnet werden dürfen, ist daher noch nicht zu treffen. —

* * *

Von den Inhaltskörpern der Pflanzenzelle, die für unsere Betrachtungen in Frage kommen, sind die Chromatophoren, insbesondere die Chloroplasten, die wichtigsten — nicht nur wegen ihrer weiten Verbreitung im Pflanzenreich und ihrer hervorragenden physiologischen Bedeutung, sondern auch wegen ihrer Empfindlichkeit den verschiedensten äußeren Faktoren gegenüber, durch welche ihre Entwicklung leicht und deutlich gehemmt wird.

1) MÖBIUS (Über d. Einfluß des Bodens auf die Struktur von *Xanthium spinosum* u. ü. einige anatomische Eigenschaften dieser Pflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. 1904, 22, 563) fand, daß auf magerem kalkhaltigem Sandboden das Holz der Achsen von *Xanthium spinosum* erheblich härter wird als auf Lehmboden, obwohl die anatomische Ausbildung des Xylemgewebes, der Grad der Membranverdickungen und der Verholzung bei Pflanzen beider Art dieselben bleiben; MÖBIUS nimmt an, daß die Membranen bei den Sandpflanzen besonders „dicht“ sind, d. h. auf gleichem Raume eine größere Zahl Holzstoffteilchen besitzen als die Lehmplanzen. — Ob nun wirklich gerade die dichte Lagerung der Holzstoffteilchen hierbei eine entscheidende Rolle spielt, mag dahingestellt bleiben.

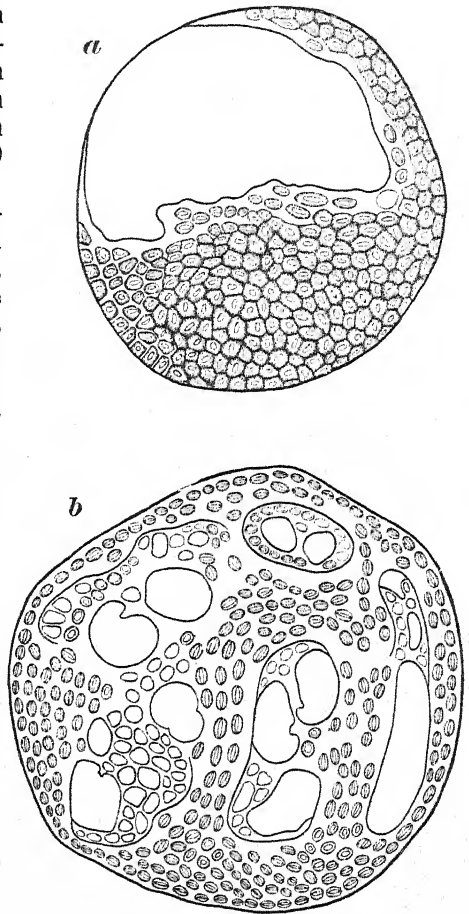


Fig. 189.

Hypoplasie: unvollkommene Lösung einer Gefäßquerwand: *Peponium usambarense*, 15 Tage nach der Verwundung; a getüpfelte Querwand, die zur Hälfte geschwunden ist, b Querwand mit zahlreichen Löchern.

Nach ZIMMERMANN.

Die Entwicklung der Chloroplasten kann in mehrfacher Weise aufgehalten werden: entweder bleiben die Chlorophyllkörner, die in einer Zelle vereinigt sind, in Zahl oder Größe hinter den normalen zurück, oder die Chlorophyllkörner erreichen nicht ihre normalen Qualitäten, indem die Metamorphose der Chromatophoren nicht normal abläuft, sondern vorzeitig zum Stillstand kommt.

Die Zahl der Chromatophoren bleibt z. B. in den Zellen vieler panaschierter Blätter, bei manchen Varietäten mit mattgrünen Blättern¹⁾ und bei den im dampfgesättigten Raume kultivierten Pflanzen hinter der normalen zurück. Unter denselben Verhältnissen ist auch die Größe der einzelnen Körner oft eine abnorm geringe. In *Zygnema*-Kulturen finden sich hier und da Zellen mit nur je einem Chloroplasten.

Die Durchsicht alternder Meeresalgenkulturen lehrt, daß unter dem Einfluß bestimmter „hemmender“ Faktoren auch die Form der einzelnen Chromatophoren, die bei vielen Braun- und Rotalgen u. a. durch ihre reiche, charakteristische Gliederung auffallen, eine „Vereinfachung“ erfahren kann.

Besonderes Interesse beanspruchen diejenigen Fälle, in welchen in den Chromatophoren abnormerweise die Bildung des charakteristischen grünen Farbstoffes, des Chlorophylls, ausbleibt.

Wie bekannt, erfolgt die Bildung des Chlorophylls nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen, sie setzt — von einigen Ausnahmen abgesehen — die Einwirkung des Lichtes voraus, ferner die Gegenwart von Eisen und von bestimmten organischen Nährstoffen²⁾. Daraus ergibt sich, daß bei sehr verschiedenartig kombinierten, abnormen Lebensbedingungen die Ausbildung des grünen Farbstoffes unterbleiben muß. —

Der Einfluß der Temperatur wird schon ohne experimentelle Eingriffe im Frühjahr an Zwiebelgewächsen, Getreidepflanzen usw. kenntlich, die bei niedriger Temperatur gelblich gefärbte Blätter entwickeln³⁾. Höher als bei ihnen liegt das Temperaturminimum für die Chlorophyllbildung bei der von MOLISCH⁴⁾ studierten, panaschierten Varietät von *Brassica oleracea acephala*: im Kalthaus bei einer Temperatur von 4—7° C im Winter entwickelt die Pflanze weißgrün gescheckte oder völlig chlorophyllfreie Blätter, die aber nachträglich noch ergrünen, wenn die Pflanzen in eine Temperatur von 12—15° C gebracht werden. Die im Warmhaus neu gebildeten Blätter fand MOLISCH stets völlig grün. Bei Kultur im Kalthaus blieb vorwiegend das Blattgewebe in der Nähe der Nerven chlorophyllfrei, während die übrigen Teile der Lamina den Farbstoff in normaler Weise entwickelten.

Hinlänglich bekannt sind die Wirkungen des Licht- und Eisens: im Dunkeln oder bei Ausschluß von Eisen entstehen im allgemeinen bleiche Pflanzen, welche statt des normalen grünen Pigments nur

1) Vgl. GRIFFON, a. a. O. 1899.

2) Über die Notwendigkeit der letzteren vgl. PALLADIN, Ergrünen und Wachstum der etiolierten Blätter (Ber. d. D. bot. Ges. 1891, 9, 429).

3) Vgl. SACHS, Über den Einfluß der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter (Flora 1864, 47, 497); WIESNER, Entstehung des Chlorophylls 1877, 95; RITZEMABOS., Ergrünungsmangel infolge zu niedriger Frühlingstemperatur (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1892, 2, 136).

4) MOLISCH, Über die Panachüre des Kohles (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, 19, 32). Vgl. auch SCHÜRHOFF, Die Plastiden (LINSBAUERS Handb. der Pflanzenanat. 1924, 1, 182 ff.).

einen gelblichen Farbstoff enthalten. Den Mangel an normalem Pigmentgehalt bezeichnet man bei eisenfrei kultivierten Exemplaren als Bleichsucht, Chlorose oder Ikterus, bei den im Dunkeln erwachsenen als Etiollement (s. o. S. 40 ff.). Auch an Pflanzen, welche in eisenhaltigem Substrat wachsen, können die Symptome der Chlorose vielleicht dann sichtbar werden, wenn die Zellen der Pflanze oder bestimmte Teile von ihnen unfähig werden, genügende Mengen von Eisen in sich aufzunehmen; eine Chlorose dieser noch ungenügend erforschten Art scheint die am Rebstock beobachtete zu sein.

Als Ausnahmen von der Regel hinsichtlich des Lichtbedürfnisses haben vor allem die Keimlinge vieler Gymnospermen und verschiedene Algen zu gelten: sie ergrünen auch im Dunkeln, wenn ihnen die Nährmaterialien des Endosperms zur Verfügung stehen bzw. wenn ihnen von außen organische Nahrung zugeführt wird. Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß auch durch allzu reiche Zuführung von organischer Nahrung — wenigstens bei niederen Organismen — die Bildung des Chlorophylls unterdrückt werden kann¹). ZUMSTEIN erhielt auf diese Weise farblose Euglenen (*Euglena gracilis*), die nach Verbrauch der organischen Substanz wieder durch grüne Formen ersetzt wurden. KARSTEN²) beobachtete Analoges an Diatomeen.

Der Einfluß der Ernährung läßt sich nicht leicht experimentell ermitteln, da die für die Chlorophyllbildung wichtigen Verbindungen durch die Tätigkeit der Zellen selbst entstehen. Hier ist der Beobachtungen zu gedenken, nach welchen enge Beziehungen zwischen der Bleichsucht vieler Gewächse und ihrem Standorte bestehen, die mit dem Eisengehalt des Bodens offenbar nichts zu tun haben. —

Bei panaschierten, etiolierten oder chlorotischen Individuen wird derjenige Schritt der Chromatophorenmetamorphose, der Leukoplasten zu Chloroplasten werden läßt, völlig aufgehoben oder doch nur unvollkommen erledigt. Dieselbe Hemmung können auch andere Schritte der Metamorphose erfahren: ROTHERT hat zahlreiche Beispiele dafür erbracht, daß die Entwicklung der Chloroplasten zu Chromoplasten infolge allzu schwacher Belichtung unterbleiben kann (*Gnetum funiculare*, *Selaginella fimbriata* u. a.³).

Auch Verwandlungsschritte von zweifellos regressivem Charakter können mehr oder minder lange verzögert werden. Das herbstliche Verbleichen der Blätter wird unterdrückt, wenn die Leitungsbahnen der Spreiten rechtzeitig zerstört werden (STAHL'S Versuche an *Ginkgo biloba* u. a.⁴)). Ebenso wirken vielfach die Unterbrechungen der Leitungsbahnen, welche durch die Entwicklung von Gallen veranlaßt werden (*Oligotrophus*

1) Literatur bei ARTARI, Zur Ernährungsphysiologie der grünen Algen (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, 19, 7); MATRUCHOT & MOLLARD, Variations de structure sous l'infl. du milieu nutritif (Rev. gén. Bot. 1902, 14, 113); ZUMSTEIN, Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, 34, 149), BEIJERINCK, Kulturversuche mit Zoochlorellen usw. (Bot. Zeitg. 1890, 48, 724 [Beobachtungen an *Scenedesmus*]); KRÜGER, Über einige aus Saftflüssen rein gezüchtete Algen (ZOPFS Beitr. 1894, 4); Kurze Charakteristik einiger niederer Organismen im Saftflusse der Laubbäume (Hedwigia 1894, 33, 241); TERNETZ, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* KLEBS (Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, 51, 435).

2) KARSTEN, Über farblose Diatomeen (Flora 1901 [Ergänzungsband], 89, 404).

3) ROTHERT, Über Chromoplasten in vegetativen Organen (Bull. Acad. Sc. de Cracovie 1911, 189, 232).

4) STAHL, Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.

annulipes auf *Fagus* u. a.¹⁾); auch tierische und pflanzliche Parasiten, die nicht zur Gallenerzeugung befähigt sind, lassen an reifenden Früchten oder herbstlich sich verfärbenden Blättern sehr auffällige Reste der grünen Färbung noch lange bestehen (*Aspidiotus nerii* auf Zitronen, *Phyllactinia guttata* auf *Acer*-Blättern usw.²⁾). Mit noch besserem Rechte als das Unterbleiben der Verholzung können wir das abnorme Grünbleiben einzelner Zellen als eine völlige Ausschaltung oder Hinauszögerung von Alterserscheinungen betrachten.

Durch Hemmung regressiver Verwandlungen, die in den oben erwähnten Fällen durch besonders leicht erkennbare Symptome sich unmittelbar bemerkbar macht, kann die Lebensdauer der Zellen und Zellenorgane beträchtliche Verlängerung erfahren. —

Die Produktion der Kristalle des oxalsauren Kalziums wird durch Umstände verschiedenster Art gehemmt³⁾: Schattenblätter enthalten weniger Kristalle als Sonnenblätter; die in feuchter Luft oder bei Ausschluß des Lichtes kultivierten Exemplare sind ebenfalls arm an Kristallen, desgleichen die chlorophyllfreien Teile panaschierter Blätter. Nach RAUWENHOFF⁴⁾ fehlen in etiolierten Exemplaren von *Polygonum cuspidatum* die Kristallgänzlich; erneute Untersuchungen hierüber wären erwünscht. VANDELDELDE⁵⁾ stellte weiterhin fest, daß gallentragende Blätter besonders kristallarm sind (vgl. auch Fig. 170). Selbstverständlich ist, daß bei Kultur von Sämlingen in kalkfreien Medien die Ausbildung der Kalziumoxalatkristalle sehr gehemmt erscheint oder völlig ausbleibt. — W. MÜLLER zeigte, daß die Nitraternährung der Pflanzen auf ihren Ca-Oxalatgehalt Einfluß

1) KÜSTER, Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911, 376.

2) Vgl. z. B. CORNU, Prolongation de l'activité végét. des cellules chlorophylliennes sous l'infl. d'un parasite (C. R. Acad. Sc. Paris 1881, **93**, 1162); KOCHS, Beiträge zur Einwirkung der Schildläuse auf das Pflanzengewebe (Jahrb. d. Hamburger wiss. Anst. 1900, **17**, 3. Beiheft); TUBEUF, K. v., Pflanzenkrankh. 1895, 42; CAVARA, R., Intorno agli effetti dell' azione irritante delle Cocciniglie sui tessuti assimilatori (Rendic. R. Acc. Sc. Fis. Mat. Napoli 1908); SCHNEIDER-ORELLI, D., Miniergänge v. *Lyronetia clerckella* u. d. Stoffwanderung in Apfelblättern (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1909, **24**, 158); GERTZ, O., Kallushypertr. usw. (Bot. Not. 1918, 121 — minierte Blätter betreffend); RICHTER, Osw., Üb. d. Erhaltenbleiben des Chlorophylls in herbstlich verfärbten u. abgefallenen Blättern durch Tiere (Ztschr. f. Pflanzenkrankh. 1915, **25**, 385); TUBEUF, K. v., D. v. Parasiten bewohnten grünen Inseln vergilbender Blätter (Naturwiss. Ztschr. f. Land- und Forstwirtschaft. 1916, **14**, 42).

3) SCHIMPER, A. F. W., Üb. Kalkoxalatbild. in d. Blättern (Bot. Zeitg. 1888, **46**, 65); KOHL, Anat.-phys. Untersuch. d. Kalksalze u. Kieselsalze in d. Pfl. 1889, 50 u. a. O.; WEHMER, D. Oxalatabscheid. im Verlauf d. Sproßentwickl. usw. (Bot. Zeitg. 1891, **49**, 149); Z. Frage nach d. Fehlen oxalsaurer Salze (Landwirtsch. Versuchsstat. 1892, **40**, 109); MONTEVERDE, Üb. d. Einfl. d. Lichtes auf d. Bildung d. oxals. Kalkes in d. Pfl. [russisch] (Arb. Petersb. Naturf. Ges., **13**, 46); CUBONI, App. s. anat. e fisiol. d. foglie d. vite (Riv. Enol. e Viticolt., sér. 2, 1883, **2**; cf. Bot. Zentralbl. 1884, **17**, 332); DUFOUR, Infl. de la lumière s. la forme et la struct. d. feuilles (Ann. sc. nat. bot. 1887, sér. 7, **5**, 311); BUSCALIONI, Studi sui cristalli di ossalato di calcio (Malpighia 1896, **9**, 469); BENECKE, Üb. Oxalsäurebildung in grünen Pfl. (Bot. Zeitg. 1903, **61**, 79); AMAR, S. le rôle de l'oxalate de calcium (Ann. sc. nat., bot., sér. 8, 1902, **19**, 195), sowie die in den nächsten Anmerkungen zitierten Arbeiten.

4) RAUWENHOFF, Sur les causes et l. formes anormales d. pl. qui croissent d. l'obscurité (Ann. Sc. Nat. Bot. sér. 6, 1877, **5**, 267).

5) VANDELDELDE, Bijd. tot de phys. d. gallen: het aschgehalte d. angetoecte bladeren (Bot. Jaarb. Dodonea 1896, **3**, 102); MOLLARD, Hypertr. pathol. des cell. végét. (Rev. gén. de bot. 1897, **9**, 33); HOUARD, C., Action des cécidozoaires externes, appartenant au genre *Asterolecanium* sur les tissus de quelqu. tiges (Marcellia 1911, **10**, 3); ZWEIFELT a. a. O., 1917, 429, u. v. a.

hat; Ernährung mit Ammonsulfat läßt die Pflanzen — gegenüber der Nitraternährung — an Oxalatkristallen (Zahl und Größe der Kristalle) verarmen; bei nitratfreier Zucht werden nur wenige Kristalle sichtbar¹⁾. — Künftige Untersuchungen werden klarzustellen haben, ob durch abnorme Lebensbedingungen auch die Form der einzelnen Kristalle beeinflußt, etwa die Bildung regelmäßiger Einzelkristalle verhindert werden kann. —

Ähnlich wie die Kristalle, verhalten sich die Zystolithen, deren normale Ausbildung ebenfalls die Versorgung der Pflanze mit Kalzium voraussetzt. Fehlt das letztere, so wird nach CHAREYRE²⁾ nur der Stiel des Zystolithen noch angelegt, die Ausbildung des Zelluloseknopfes unterbleibt. Mangelhafte Ausbildung erfahren die Zystolithen in unzulänglich belichteten Blättern (*Ficus elastica* nach KOHL³⁾), dabei scheint, wie in vielen anderen Fällen der Zellenhypoplasie, die Herabsetzung der Transpiration das Maßgebende zu sein: wenigstens erhielt ich bei Blättern von *Ficus elastica* rudimentäre Zystolithen, wenn bei fortgesetztem Lichtgenuß die Transpiration gehemmt wurde. Etiolierte Blätter der Akanthazeen bilden normale Zystolithen aus, bei den Morazeen und Urtikazeen bleiben diese unter denselben Verhältnissen rudimentär: die Kalkinkrustation wird durch Lichtmangel gehemmt. Auch die Haare der Boraginazeen bleiben bei etiolierten Exemplaren (nach CHAREYRE) kalkarm. — Über kalkfreie Zystolithen berichtete MELNIKOFF⁴⁾.

Anthozyanbildung sehen wir nach Ernährungsstörungen mannigfaltiger Art ausbleiben. Keimlinge von *Polygonum fagopyrum* können nach BATALIN⁵⁾ nur bei Belichtung roten Farbstoff entwickeln. Bei anderen Pflanzen ist die Hemmung der Anthozyanbildung infolge Dunkelkultur eine unvollkommene; die Spreiten der *Beta vulgaris* entwickeln bei Etiolement das Pigment vorzugsweise am Geäder. Züchtern und Gärtnern ist längst bekannt, daß auch Kultur an schattigen Standorten oft hinreicht, um Anthozyanbildung zu unterdrücken oder abzuschwächen⁶⁾. Auch die Blüten vieler Pflanzen bedürfen zur Entwicklung ihres roten oder blauen Pigmentes der Einwirkung des Lichtes; andere freilich entfalten auch im Dunkeln normal gefärbte Blüten oder solche, die an Intensität ihrer Färbung nur wenig hinter den normalen zurückbleiben. Bei *Orchis ustulatus* verliert nur der Helm seine Farbe⁷⁾. Wie die Blüten, verhalten sich auch die Früchte verschiedener Art hinsichtlich der Pigment-

1) MÜLLER, W., Üb. d. Abhängigkeit d. Kalkoxalatbildung in d. Pfl. v. d. Ernährungsbedingungen (Beih. z. Bot. Zentralbl., 1923, **39**, Abt. 1, 321).

2) CHAREYRE, S. L'origine et la formation trichomatique de quelques cystolithes (C. R. Acad. Sc. Paris 1893, **93**, 1073); Sur la form. d. cystol. et leur résorption (ibid., 1594); Nouv. rech. s. l. cystol. (Rev. d. Sc. Nat., Montpellier, sér. 3, **3**, 523).

3) KOHL, a. a. O. 1889, 111.

4) MELNIKOFF, Untersuchungen über das Vorkommen des CaCO₃ in Pflanzen; Diss. Bonn 1877, 35; vgl. hierzu auch KOHL, a. a. O. 141 und die Beobachtungen von MOLISCH über normal kalkfreie Zystolithen (Öst. bot. Zeitschr. 1882, **32**, 345).

5) BATALIN, Die Einwirkung des Lichtes auf die Bildung des roten Pigments (Acta horti Petropol. 1879, 6).

6) Zahlreiche Beispiele z. B. bei PYNAERT (*Alternanthera atropurpurea*, *Coleus*, *Dracaena*, *Pandanus Veitchii*, *Saxifraga* u. a.), De l'infl. de la lumière sur la végét. des pl. cultivées en serre (Bull. congr. internat. de bot. et d'hortic. 1884, 299).

7) Vgl. die Notizen von ASKENASY, Über den Einfluß des Lichtes auf die Farbe der Blüte (Bot. Zeitg. 1876, **34**, 1); auch BEULAYGUE, Infl. de l'obscurité s. l. dével. des fleurs (C. R. Acad. Sc. Paris 1901, **132**, 720).

bildung unter abnormen Lebensverhältnissen ungleich. Daß sich Aprikosen, Äpfel, Birnen usw. nur an der besonnten Seite rot färben, ist seit SENE-BIER oft genug hervorgehoben worden; andererseits hat LAURENT¹⁾ gezeigt, daß die Reben mit blauen Früchten bei der Bildung ihres Pigmentes nicht auf die Wirkungen direkten Lichtgenusses angewiesen sind. ASKENASY beobachtete, daß entblätterte Sprosse von *Antirrhinum majus* und *Digitalis purpurea* weiße Blüten entwickelten — offenbar die Folge der Ernährungsstörung, die der Blattverlust für die Pflanzen bedeutete; LAURENT (a. a. O.) erreichte dasselbe dadurch, daß er die Blätter verdunkelte, die Blüten sich aber im Licht entwickeln ließ — leider nennt er die Pflanzen nicht, mit welchen er operierte; bei *Syringa* entwickelten diejenigen Infloreszenzen, unter welchen LAURENT die Zweige geringelt hatte, nur blasse Blüten; die Trauben blauer Rassen waren unvollkommen gefärbt, wenn durch Ringelung der Zweige die Nährstoffzufuhr zu ihnen beschränkt wurde — die Färbung blieb ganz aus, wenn die Trauben geringelter Triebe gleichzeitig noch im Dunkeln gehalten wurden.

Die Mitteilungen, daß *Petunia* und *Brachycome* in Indien²⁾, daß *Carduus nutans* in der Nähe der Schwefelbäder von Pjätigorek (Rußland) nur weiße Blüten entfalten³⁾, verdienen Beachtung, aber wohl auch Nachprüfung.

Daß manchen chromogenen Bakterien unter bestimmten Kulturbedingungen die Fähigkeit zur Farbstoffproduktion vorübergehend abhanden kommt, z. B. dem *Bacillus prodigiosus* bei hoher Temperatur (40° C), mag nur beiläufig erwähnt werden.

Unvollkommene Differenzierung der Gewebe.

Besonders auffällig wird die Hemmung der Gewebedifferenzierung in allen denjenigen Fällen, in welchen die Elemente bestimmter Zellenkomplexe in gleicher Weise sich entwickeln, während unter normalen Verhältnissen in ihnen bestimmte Zellindividuen oder Zellengruppen sich anders ausgestalten als die benachbarten: die Hypoplasie gibt sich alsdann darin kund, daß ein homogenes Gewebe da entsteht, wo wir unter normalen Verhältnissen ein aus verschiedenartigen, wohldifferenzierten Schichten und Gruppen zusammengesetztes zu finden gewohnt sind. Ist die Hemmung der Gewebedifferenzierung nur eine unvollkommene, so werden die Anteile eines Gewebes zwar verschiedenartig sich entwickeln, aber dabei nicht so weit voneinander differieren, wie beim normalen Verlauf der Ontogenese.

Es ist klar, daß diese Art der Hypoplasie nicht an allen Organismen zum Ausdruck kommen kann: ausgeschlossen bleiben von vornherein die einzeln lebenden einzelligen Organismen und von den vielzelligen diejenigen, welche nur aus gleichartigen Zellen sich zusammensetzen. Bekanntlich ist aber bei den meisten vielzelligen Pflanzen — auch bei den Algen und Pilzen bereits — eine deutliche Differenzierung ihrer Gewebe erkennbar.

Bevor wir zu ihnen übergehen, sind noch einige Worte über die einzelligen Organismen notwendig. Nur diejenigen kommen für

1) LAURENT, Infl. de la radiation sur la coloration des raisins (C. R. Soc. Roy. Bot. Belgique 1890, **29**, 2, 71).

2) Gard. Chron. 1881, 1, 627.

3) RIESENKAMPF, Bemerkungen über einige in verschiedenen Gegenden des russischen Reiches vorkommende Anomalien in der Form und Farbe der Gewächse (Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou 1882, 85). Liegt Bleichung durch schweflige Säure vor?

unsere Betrachtungen in Frage, welche sich zu Kolonien mit unterschiedlich ausgebildeten Komponenten vereinigen. Bei den Kolonien von *Scenedesmus caudatus*, deren Endzellen mit langen, zarten Gallerthhörnern ausgestattet sind, bleibt, wie SENN gezeigt hat¹⁾, unter abnormen Lebensbedingungen (sauerstoffreiche Nährlösung in gewöhnlicher Konzentration oder hoch konzentrierte Nährlösung ohne Beihilfe von Sauerstoff) die Hörnerbildung aus, indem an allen Teilen der Kolonie die Gallert als gleichmäßiger Überzug zur Ausbildung kommt. Die gleiche Hemmung in der Differenzierung der Kolonien macht sich bei *Pediastrum Boryanum* bemerkbar, dessen tafelförmige Kolonien aus polygonalen, am Rande zweiarmligen Zellen sich zusammensetzen, bei künstlicher Kultur aber hier und da ihre Hörner verlieren u. a. m. — Dieselbe Hemmung läßt sich ferner an Kolonien hautloser Individuen studieren: bei *Dictyostelium mucoroides* tritt bei normalen Lebensbedingungen unter den Individuen, die sich zum Aggregatplasmodium vereinigt haben, bei der Bildung des Fruchtkörpers eine Differenzierung im Schicksal der Komponenten ein, derart, daß ein Teil der Amöbenmasse zur Bildung eines Stieles verwendet wird, die übrigen sich zu Sporen umwandeln. Von PORTS²⁾ ist der bemerkenswerte Nachweis erbracht worden, daß unter bestimmten abnormen Verhältnissen diese Differenzierung ausbleibt, daß unter Wasser sowie auf konzentriertem Nähragar (5,5 % KNO_3) die ganze Amöbenmasse zu Sporen sich verwandelt, und daß umgekehrt bei Entwicklung unter einer Ölschicht ausschließlich sterile Stielzellen gebildet werden. Es werden somit bald die einen, bald die anderen Differenzierungsvorgänge aus dem Entwicklungsgang des Zellenaggregats ausgeschaltet. —

Was die Differenzierung der Gewebe der vielzelligen und normalerweise aus ungleichartigen Zellformen sich aufbauenden Gewächse betrifft, so läßt sich ungeachtet ihrer Mannigfaltigkeit sagen, daß es überhaupt kein Organ gibt, dessen Gewebe nicht durch mehr oder minder energisch einwirkende Faktoren in ihrer Differenzierung gehemmt werden könnten.

Die Hemmung in der Gewebedifferenzierung zeigt sich in sehr vielen Fällen kombiniert mit quantitativer Hypoplasie, besonders mit quantitativ schwacher Entwicklung der sekundären Gewebe.

So wie früher wollen wir uns auch hier auf die Behandlung einiger Gewebeformen beschränken, da durch sie die Mannigfaltigkeit der in Rede stehenden hypoplastischen Bildungen hinreichend deutlich sich erläutern lassen wird.

Bei den Gefäßpflanzen wollen wir der Reihe nach die Ausbildung der Epidermis, des Mesophylls, der leitenden und der mechanischen Gewebe besprechen.

Epidermis, Mesophyll. Auf Querschnitten durch Blätter und Stengel sieht man, soweit an letzteren das primäre Hautgewebe noch erhalten ist, die Epidermis von dem darunter liegenden Gewebe meist scharf abgesetzt. Neben den Größenunterschieden, die zwischen den Zellen der Epidermis einerseits, den des Mesophylls und der Grundgewebsrinde andererseits bestehen, kommen dabei noch der unterschiedliche

1) SENN, Über einige koloniebildende einzellige Algen (Bot. Zeitg. 1899, Abt. I, 52, 39).

2) PORTS, Zur Physiologie des *Dictyostelium mucoroides* (Flora 1902, 91 [Ergänzungsband], 281).

Gehalt an Chlorophyll, die charakteristische Form der Mesophyllzellen, die Wandverdickungen der Rindenzellen u. v. a., je nach der betreffenden Pflanzenspezies, zur Geltung. Der Unterschied zwischen der Epidermis und den unter ihr liegenden Gewebeschichten kann nun aufgehoben oder wenigstens abgeschwächt werden, indem die inneren Gewebe ihre Fähigkeit zu charakteristischer Ausbildung verlieren, wie bei den in Fig. 187 abgebildeten Nadeln von *Pinus austriaca*, bei welchen die Zellen des Hypoderms ebenso wie die der Epidermis dünnwandig geblieben sind — oder indem die Zellen der Epidermis denselben Entwicklungsgang einschlagen, wie er unter normalen Lebensbedingungen nur den tieferliegenden Schichten zukommt: bei submerser Lebensweise entwickelt sich in den Zellen der Epidermis reichlich Chlorophyll, z. B. in den pfeilförmigen Blättern von *Sagittaria*, die zwangsweise unter dem Wasserspiegel sich entwickeln¹⁾.

Vergleicht man die Zellen der Epidermis untereinander, so können, wie bekannt, die formalen und funktionellen Charaktere einen sehr verschiedenen Grad der „Arbeitsteilung“ erkennen lassen — andererseits vermissen wir nicht selten eine solche ganz und gar: bei vielen Blättern stellt die oberseitige Epidermis eine vollständig homogene Gewebeplatte dar, die durchweg aus gleichartigen Zellen sich zusammensetzt, während in der Mehrzahl der Fälle sich Elemente verschiedener Art an ihrer Zusammensetzung beteiligen: sehen wir von den Gewächsen ab, bei welchen bestimmte Epidermiszellen als Kristallschläuche, Sekretbehälter oder zystolithen-führende Idioblasten besondere Entwicklung erfahren, so kommen hauptsächlich drei besonders wichtige Formen von Oberhautzellen bzw. ihren Derivaten in Frage: die Schließzellen, die Haare und die verschleimten Epidermiszellen.

Eine Hemmung in der Entwicklung der Schließzellen läßt sich an verschiedensten Pflanzen durch Mittel verschiedenster Art erreichen: herabgesetzte Transpiration und schwache Belichtung bedingen eine Verminderung der Stomata: nach den Zählungen von STAFF kommt bei *Solanum tuberosum* unter normalen Verhältnissen auf 46 Epidermiszellen eine Spaltöffnung; bei den Exemplaren, die er bei Gaslicht groß werden ließ, entfiel erst auf 204 Epidermiszellen ein Schließzellenpaar²⁾. Bei *Mesembrianthemum* fand BRENNER³⁾ nach Kultur im feuchten Raum kaum halb so viel Stomata wie an den unter normalen Lebensverhältnissen erwachsenen Exemplaren. Die gleiche Reduktion der Stomata ist bei den Schattenblättern gegenüber den Sonnenblättern zu konstatieren⁴⁾.

1) Vgl. COSTANTIN, Rech. s. l. sagittaire (Bull. Soc. Bot. France 1885, **32**, 218).

2) STAFF, Beiträge zur Kenntnis des Einflusses geänderter Vegetationsbedingungen auf die Formbildung der Pflanzenorgane usw. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1879, **23**, 238). Den weiteren Angaben von STAFF entnehmen wir, daß bei der „Dunstform“ schon auf 50 Epidermiszellen eine Spaltöffnung kam, bei den im Zimmer kultivierten erst auf 113.

3) BRENNER, Untersuchungen an einigen Fettpflanzen (Flora 1900, **87**, 387). Auffällig ist, daß bei anderen Sukkulenten unter den gleichen Kulturbedingungen die Zahl der Spaltöffnungen zunimmt (bei *Crassula* 110—160 bzw. 100—110 statt 90 bzw. 70). Vgl. auch die Resultate von WOLLNY, W., Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Wachstum der Pflanzen, Diss. (Forsch. Gebiet Agrikultur-Physik 1898, **20**). — Weitere Literatur ist noch in den nächsten Anmerkungen genannt.

4) DUFOUR (Influence de la lumière sur la structure d. feuilles. Bull. Soc. Bot. France 1886, **33**, 92) und MER (Observ. sur la répartition d. stomates etc. Ibid., 121) stellten fest, daß Schattenblätter weniger Spaltöffnungen besitzen als Sonnenblätter).

Ebenso wie der Aufenthalt in feuchter Luft und oft noch energischer als dieser wirkt die Berührung mit flüssigem Wasser. Schwimmblätter, welche die Wasseroberfläche nicht erreichen, entwickeln (nach MER) nicht so viele Spaltöffnungen wie diejenigen, welche bis zu ihr emporwachsen. Bei manchen Pflanzen bleibt schließlich unter der Einwirkung des nassen Elements die Bildung der Stomata ganz aus. Bei vielen Gewächsen, die „normalerweise“ Luft- und Wasserblätter entwickeln, finden sich Stomata nur an den ersteren; bei *Stratiotes* ist der submerse Teil des Blattes frei von Spaltöffnungen, der emerse besitzt solche. Den Blättern von *Marsilia*,

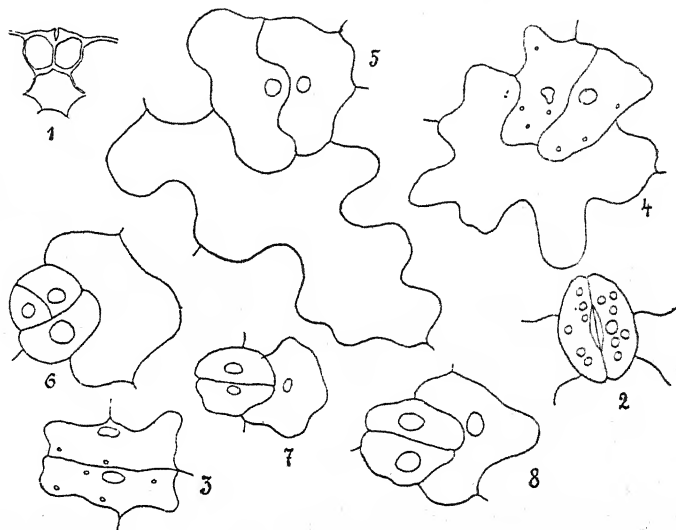


Fig. 190.

Hypoplasie der Stomaentwicklung. 1 u. 2 normal geformte Schließzellen ohne Spalt, 3 u. ff. abnorm gestaltete Schließzellen; ihre Form wird der den Epidermiszellen mehr oder weniger ähnlich; nach CHOLODNYI.

die sich unter Wasser entwickeln, fehlen die Spaltöffnungen völlig oder fast völlig¹⁾. An submers erwachsenen Blättern von *Lysimachia nummu-*

1) COSTANTIN, Étude sur les feuilles d. pl. aquatiques (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. VII, 1886, **3**, 94); Infl. du milieu aquatique s. l. stomates (Bull. Soc. Bot. France 1885, **32**, 259); SCHMIDT, E., Einige Beobachtungen zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Polygonum*; Dissertation, Bonn 1879; MASSART, L'accommodation individuelle chez *Polygonum amphibium* (Bull. Jard. Bot. Bruxelles 1902, **1**, fasc. 2). — Die Frage, ob durch ungünstige Lebensbedingungen die Bildung der Stomata sich unterdrücken läßt, dürfte eine der ersten aus dem Gebiet der pathologischen Pflanzenanatomie sein, die experimentell in Angriff genommen wurden. In seiner „Anatomie der Pflanzen“ (Berlin 1807) widerlegt RUDOLPHI die Angabe von DE CANDOLLE (1801), nach dessen Erklärung „la lumière est encore nécessaire au développement des pores. Les plantes étiolées n'en ont aucun“. An etiolierten Blättern von *Ipomoea carnea* und *I. violacea* fand RUDOLPHI Spaltöffnungen in normaler Anzahl, ebenso an den jugendlichen Blättern der Bambusen, von *Calla* usw., die noch nicht vom Lichte getroffen waren. Bei panaschierten Blättern von *Arundo donax*, *A. colorata*, *Agave americana* u. a. (die RUDOLPHI ebenfalls zu den etiolierten rechnet) sind nach ihm auf grünen und entfärbten Blattteilen gleichviel Poren anzutreffen. — Ferner widerlegt RUDOLPHI die weitere Angabe von DE CANDOLLE (a. a. O.), nach welcher Landpflanzen, unter Wasser gezogen, ihre Spaltöffnungen nicht mehr bilden können. Versuche mit *Mentha* bewiesen das Gegen-

laria geht die Hemmung der Stomaentwicklung verschieden weit¹⁾, und erreicht ihren bescheidensten Grad dann, wenn die Schließzellen normale Form haben, aber kein Spalt zwischen ihnen sich entwickelt (Fig. 190).

Ähnlich wie mit den Spaltöffnungen steht es mit den Haaren. Makroskopisch leicht zu kontrollieren, hat die Abhängigkeit der Behaarung von Klima und Kulturbedingungen schon frühe Beachtung gefunden²⁾. Auch die Trichome werden in ihrer Entwicklung von denselben Faktoren gehemmt, auf die wir schon wiederholt Bezug nehmen mußten: etiolierte, schlecht transpirierende oder submers vegetierende Pflanzen entwickeln nur ein dürrtiges Haarkleid³⁾. An geeigneten Objekten läßt sich auch völliger Haarmangel erzielen, z. B. an Kartoffeltrieben, an *Polygonum amphibium* (nach KERNER) u. a. —

Auch die Bildung der Wurzelhaare, die als besonders empfindliche Objekte bekannt sind, kann leicht gehemmt oder gänzlich unterdrückt werden. An vielen Pflanzen kann schon in Wasserkulturen⁴⁾ bei Berührung mit dem nassen Element die Bildung von Wurzelhaaren ausbleiben. In anderen Fällen sehen wir sie erst in Nährlösungen von ungeeigneter Zusammensetzung verschwinden; so sah SCHWARZ in schwachen Lösungen (0,2% KNO₃) noch Wurzelhaare entstehen, in starken (1,5 %) nicht mehr. Auch die qualitative Zusammensetzung der Nährlösung ist von großer Bedeutung: *Tradescantia*-Wurzeln bleiben in Ca-freien Nährmedien unvollkommen behaart, in Ca-haltigen Lösungen sind die Haare zahlreich und wohlausgebildet⁵⁾. Die Toxine, die im Sumpfwasser enthalten sind, unterdrücken bei demselben Objekt die Wurzelhaarbildung⁶⁾.

Nichts wesentlich Neues bringt die Untersuchung der verschleimten Epidermiszellen. Sie fehlen vielfach bei der Wasserform von *Polygonum amphibium*⁷⁾, an Exemplaren von *Salix retusa* und *Daphne striata*, die in feuchter Luft kultiviert werden⁸⁾. Auch durch Pilzinfektion kann ihre

teil. „Wer eine auf dem Trocknen zu leben bestimmte Pflanze unter Wasser zieht (RUDOLPHI, a. a. O. 69), wird ihr dadurch nicht die Poren nehmen.“

1) CHOŁODNYI, N., Z. Frage nach d. Wirkung d. Wassers auf d. anat. Bau d. Landpfl. (Biolog. Zentralbl. 1924, **44**, 138).

2) Vgl. die Lehrbücher vom Anfang des vorigen Jahrhunderts. Auch auf GOETHE ließe sich hier zurückkommen

3) Einige Literaturangaben: KRAUS, C., Beobachtungen über Haarbildung, zunächst an Kartoffeltrieben (Flora 1876, **59**, 153); KERNER, Pflanzenleben, 2. Aufl. 1898, **2**, 449; COSTANTIN, a. a. O. 1886; SCHOBER, Über das Wachstum der Pflanzenhaare an etiolierten Blatt- und Achenorganen (Zeitschr. f. ges. Naturwiss. 1886, **58**, 536); WOLLNY, W., a. a. O. 1898; KRAUS, AUG., Beiträge zur Kenntnis der Keimung usw. unter Wasser; Dissertation, Kiel 1901.

4) COSTANTIN, Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines (Ann. sc. nat. bot., sér. 7, 1885, **1**, 135, 174); BONDOIS, Contribution à l'étude de l'influence de milieu aquatique sur les racines des arbres (ibid., sér. 9, 1913, **18**, 1).

5) SCHWARZ, Die Wurzelhaare der Pflanzen (Tübinger Untersuch. 1883, **1**, 135); LOEW, Über die physiologischen Funktionen der Kalzium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus (Flora 1892, **75**, 368). Nach DASSONVILLE (Infl. des sels minéraux sur la forme et la structure des végétaux. Rev. gén. de Bot. 1896, **8**, 284) bleibt die Haarbildung in destilliertem Wasser aus; vgl. hierzu auch die Angaben von PETHYBRIDGE (a. a. O.); HANSTEEN, Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, **47**, 289); vgl. ferner SNOW, The development of root hairs (Bot. Gaz. 1905, **40**, 12).

6) RIGG, The effect of some puget sound bog waters in the root hairs of *Tradescantia* (Bot. Gaz. 1913, **55**, 314).

7) VOLKENS, Standort und anatomischer Bau (Jahresber. Berl. Garten 1885, **3**, 1).

8) LAZNIIEWSKI, Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen (Flora 1896, **82**, 224).

Entwicklung gehemmt werden¹⁾ sowie durch die unbekannten Faktoren, welche die Panaschierung der Blätter hervorrufen (Beobachtungen an *Crataegus monogyna* und *Ulmus campestris*)²⁾. —

Bei der Behandlung des Mesophylls sehen wir wiederum von den relativ seltenen Zellenformen, wie Kristallschläuchen und Sekretbehältern, von den Sklereiden und den wasserspeichernden Teilen ab und beschränken uns auf das als Assimilationsgewebe ausgebildete Mesophyll. Eine deutlich erkennbare Differenzierung in den Schichten des letzteren tritt, wie bekannt, namentlich bei den dorsiventral gebauten Blättern ein, welche unter der oberseitigen Epidermis eine oder mehrere Reihen Palisadenzellen und unter diesen mehrere Lagen Schwammparenchym entwickeln. Wird die Differenzierung des Mesophylls gehemmt, so entsteht ein homogenes Blattgewebe, das durchweg aus rundlichen, den Elementen des typischen Schwammparenchyms mehr oder weniger ähnlichen Zellen sich zusammensetzt, oder bei dem nur in einer geringeren Anzahl von Schichten als unter normalen Verhältnissen die Zellen zu Palisaden herangewachsen sind. Diese Hemmung der Differenzierung ist erkennbar an submers kultivierten Landpflanzen, an etiolierten Blättern, an Schattenblättern, bei kontinuierlicher elektrischer Belichtung (vgl. Fig. 187), bei allzu großer Trockenheit, bei Kultur im dampfgesättigten Raum, bei Ausschluß der Kohlensäure, bei ungeeignetem Mischungsverhältnis der Assimilate und Nährsalze, nach Infektion durch tierische oder pflanzliche Parasiten, unter dem Einfluß des alpinen und hochnordischen Klimas, bei der Panaschierung und in anderen Fällen ¹⁾. In allen Fällen verschwinden die Palisadengewebe teilweise,

1) NEGER, Beiträge zur Biologie der Erysipheen (Flora 1902, **90**, 221).

2) TIMPE, a. a. O. 1900 (s. o. S. 39).

3) Die reichliche Literatur über diese Frage macht mehr denn je eine Beschränkung auf einige Beispiele notwendig: BOIS & GALLAUD, Modific. anat. et phys. provoquées ds. certaines pl. tropic. par le changement de milieu (C. R. Acad. Sc. Paris 1905, **141**, 1033; Reduktion der Sekretorgane bei Gewächshauskultur); BONDOIS, Contrib. à l'étude de l'infl. du milieu aquatique sur les racines des arbres (Ann. sc. nat. bot., sér. 9, 1913, **18**, 1); BONNIER, Infl. de la lum. électr. continue sur la forme et la struct. d. pl. (Rev. gén. Bot. 1895, **7**, 241); BÖRGESSEN, Bidrag til Kundskaben om arktiske Pl. Bladbygning (Bot. Tidsskr. 1895, **19**, 219); BRENNER, Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus* (Flora 1902, **90**, 114); BURGERSTEIN, Transpiration der Pflanzen 1904, 47 ff.; COSTANTIN, Études sur l. feuilles d. pl. aquatiques (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 7, 1886, **3**, 94); Infl. du séjour sous le sol s. l. struct. anat. d. tiges. (Bull. Soc. Bot. France 1883, **30**, 230); Ét. comp. d. tiges aériennes et souterr. d. Dicotyl. (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 6, 1883, **16**, 4); Rech. sur la struct. de la tige d. pl. aquatiques (Ibid., sér. 6, 1884, **19**, 287); DASSONVILLE, Action des sels sur la forme et la structure d. végét. (Rev. gén. de Bot. 1896, **8**, 284 und 1898, **10**, 15); DETTO, Die Theorie der direkten Anpassung 1904; DUCHARTRE, Infl. de la sécheresse s. l. végétation et la struct. d. l'igname de Chine (*Dioscorea Batatas*) (Bull. Soc. Bot. France 1885, **32**, 156); DUFOUR, Infl. de la lumière sur les feuilles (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 7, 1887, **5**, 311); EBERHARDT, Infl. de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la struct. de végét. (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 1903, **13**, 61); FARMER & CHANDLER, On the infl. of carbon dioxide etc. (Proc. R. Soc. 1902, **70**, 413); FRANÇOIS, Rech. s. l. plantes aquatiques (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 9, 1908, **7**, 25); FRIEDEL, Infl. d'une faible pression d'oxygène sur la struct. anat. des pl. (Rev. gén. de bot. 1904, **16**, 305); GAULHOFER, Über die anatomische Eignung der Sonnen- und Schattenblätter zur Lichtperzeption (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, **26a**, 484); HARTMANN, Anatomische Vergleichung der Hexenbesen der Weißtanne mit den normalen Sprossen derselben, Dissertation, Freiburg i. Br. 1892; KELLER, Biologische Studien I: Anpassungsfähigkeit phanerogamer Landpflanzen an das Leben im Wasser (Biol. Zentralbl. 1897, **17**, 99); KLEBS, Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche (Abhandl. Heidelberger Akad. d. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl. 1914, 3. Abh.); KÖVESSI, Rech. biol. s. l'aoutement des sarments de la vigne (Rev. gén. de

oft sogar völlig (Fig. 191): es entsteht ein homogenes Mesophyll. — Durch die hier genannten abnormen Lebensbedingungen lassen sich bei sehr vielen und bei Pflanzen der verschiedensten Art hinsichtlich der Blattstruktur dieselben Hemmungsbildungen erzielen; doch ist nicht zweifelhaft, daß bei Pflanzen von besonderen Lebensgewohnheiten die normale Entwicklung mancher Gewebe auch noch die Erfüllung besonderer Bedingungen voraussetzt. So z. B. wird — nach J. SCHMIDT — die normale Blattstruktur mancher Halophyten nur bei Versorgung der Pflanze mit Chlornatrium erreicht ¹⁾.

Leitende und mechanische Gewebe. Auch bei Besprechung der Achse ließe sich manches über unvollkommene Differenzierung der Epidermis, des Assimilationsgewebes in der Rinde usw. sagen. Im allgemeinen gilt für sie das bei Besprechung der Blätter Gesagte. Desgleichen bringt auch die Betrachtung der leitenden und der mechanischen Gewebe, welche im allgemeinen den Achsentteilen ihren histologischen Charakter geben, nichts wesentlich Neues. Die Leitbündel nehmen bei gehemmter Entwicklung der Achsen an Zahl ab, die einzelnen Bündel verarmen, die Ausstattung mit mechanischen Schutzscheiden tritt zurück oder verschwindet ganz; statt zusammenhängender „mechanischer Ringe“ entstehen isolierte Gruppen dickwandiger Elemente, und die Kollenchymstränge in der Rinde fallen spärlich aus oder kommen überhaupt nicht zur Ausbildung. Dieselbe Reduktion der Gewebedifferenzierung wie an den Achsen läßt sich an den Wurzeln erzielen. In ihnen kann die Zahl der Xylemstrahlen, desgleichen die Ausbildung von Mark in der Mitte der Stele durch ungünstige Ernährungsbedingungen herabgesetzt oder gehemmt werden ²⁾. Die mechanischen Gewebe der Wurzeln können, wie nicht anders zu erwarten, dieselbe Hypoplasie erfahren wie die der oberirdischen Pflanzenteile — z. B. bei Wasserkultur ³⁾. Überall sind dabei

bot. 1901, **13**, 193); KUMAKIRI, On the physiol. effects of an excess of magnesia upon barley (Bull. coll. agricult. Tokyo 1906—08, **7**, 441); KÜSTER, Die Gallen der Pflanzen 1911; LEIST, Einfluß des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter (Mitt. Naturf. Ges. Bern 1889); LOHR, P. L., Unters. üb. d. Blattanat. v. Alpen- u. Ebenenpflanzen. Diss., Basel 1919; LOTHELIER, Infl. de l'état hygrométrique et de l'éclairement s. l. tiges et l. feuilles d. pl. à piquants (Thèse, Lille 1893); Rech. s. l. pl. à piquants. (Rev. gén. Bot. 1893, **5**, 480); MER, Rech. s. l. causes de la struct. d. feuilles (Bull. Soc. Bot. France 1883, **30**, 110); MOLLIARD, Rech. s. l. cécidies florales (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 1895, **1**, 67); Structure des végétaux à la lumière sans gaz carbonique, en présence de matières organiques (C. R. Acad. Sc. Paris 1906, 2. janv.); MOLZ, Untersuchungen über die Chlorose der Reben (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1907, **19**, 461); PERSEKE, Über die Formveränderung der Wurzel in Erde und Wasser, Dissertation, Leipzig 1877; REED, Some points on the morph. and phys. of fasciated seedlings (Ann. of bot. 1912, **26**, 389); SCHENCK, Über Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1884, **2**, 481); SCHMIDT, J., Om ydre faktorerers indflydelse paa Løvbladets anat. bygning hos en af vore strandpl. (Bot. Tidskr. 1899, **22**, 145); STAHL, a. a. O. 1880, 1883; TEODORESCO, Infl. de l'acide carbonique sur la forme et la struct. d. pl. (Rev. gén. de Bot. 1899, **11**, 445); VESQUE & VIET, Infl. du milieu s. l. végétaux (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 6, 1881, **12**, 170); vgl. ferner die oben zitierte Literatur über Etiollement (S. 40) und Panaschierung (S. 17, 27).

1) Vgl. auch die Kulturversuche von BRICK, Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandpflanzen (Schr. Naturforsch. Ges. Danzig 1888, N. F., **7**, H. 1) (*Glaux*).

2) Vgl. FLASKÄMPER, Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorrhizie bei Dikotylen (Flora 1910, **101**, 181).

3) COSTANTIN, a. a. O. O. und BONDOIS, a. a. O. 1913.

dieselben Faktoren maßgebend wie bei Reduktion der Mesophylldifferenzierung usw. —

THOUVENIN¹⁾ sah durch Einwirkung mechanischen Zuges die Gewebe in ihrer Entwicklung gehemmt werden: die mechanischen Gewebe im Stengel von *Zinnia* blieben zurück; MOLLIARD beobachtete ähnliches nach Einwirkung mechanischen Druckes²⁾.

ZALENSKI³⁾ hat gezeigt, daß die Länge der Gefäßbündel, auf die Flächeneinheit der Blattspreiten berechnet, von äußeren Faktoren abhängig ist, derart, daß an Pflanzen von feuchten Standorten, also an schwach transpirierenden Individuen, die Gesamtlänge der Gefäßbündel geringer ist als bei stark transpirierenden. Dieselbe Hypoplasie wird sich zweifellos auch bei einem Vergleich der Sonnen- und Schattenblätter unserer Laubbäume usw. nachweisen lassen. Selten ist sie so sinnfällig wie bei den oben (S. 17, Fig. 7) geschilderten panaschierten Blättern von *Acer platanoides* oder manchen Gallen (vgl. Fig. 167).

Nichts anderes als Hemmungsbildungen liegen bei den schwachwüchsigen Exemplaren vor, die DANIEL aus dem Samen einer *Alliaria* erzog, die auf Kohlrübe gepropft war. Aus dem Auftreten mangelhafter Gewebsdifferenzierung wird man nicht, wie DANIEL versucht, auf „création de variétés nouvelles au moyen de la greffe“⁴⁾ schließen dürfen.

Weiteres Material für unsere Betrachtungen könnte uns das Studium der Blüten- und Fruchteanatomie und die Berücksichtigung der sekundären Gewebe liefern. Auch die Differenzierung der Antheren und Antherenwandungen sowie der Ovula, die Differenzierung der Frucht- und Samenschalen ist der Wirkung derselben hemmenden Faktoren unterworfen, von welchen so oft die Rede war⁵⁾. Besonderes Interesse verdient die Erscheinung, daß in den Antheren kleistogamer Blüten die Bildung der Faserschicht ausbleiben kann⁶⁾. Über die pathologische Anatomie der Ovula, der Früchte und Samen sind wir bisher erst sehr unvollkommen unterrichtet; Hypoplasie spielt zweifellos auch bei diesen eine große Rolle⁷⁾. In Pflaumen, die von *Exoascus pruni* infiziert worden sind, kommt kein normales festes Endokarp zur Entwicklung. Von Hypoplasie oder „mangelhafter Reife“ (SCHILLING) dürfen wir wohl auch den Samen von *Linum* gegenüber sprechen, die an scharf umgrenzten Arealen ihre

1) THOUVENIN, Des modifications apportées par une traction longitudinale de la tige (C. R. Acad. Sc. Paris 1900, **130**, 663).

2) MOLLIARD, Effets de la compression sur la struct. des racines (Rev. gén. de bot. 1914, **25** bis, 329).

3) ZALENSKI, Über die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen Pflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1902, **20**, 433).

4) DANIEL, Création de variétés nouvelles au moyen de la greffe (C. R. Acad. Sc. Paris 1894, **118**, 992).

5) Über Anatomie der Staubblätter und der Samenknospen vgl. GUIGNARD, Sur l. organes reproducteurs des hybrides végétaux (C. R. Acad. Sc. Paris 1886, **103**, 769); AMELUNG, Über Etiolement (Flora 1894, **78**, 204).

6) LECLERC DU SABLON, Rech. s. l. fleurs cleistogames (Rev. gén. de Bot. 1900, **12**, 305); RÖSSLER, Beiträge zur Kleistogamie (Flora 1900, **87**, 479) u. a. Dieselbe Hemmung in der Differenzierung dürfte sich wohl auch durch schwache Belichtung oder Einwirkung feuchter Luft herbeiführen lassen. Vgl. GÖBEL, Über kleistogame Blüten usw. (Biol. Zentralb. 1904, **24**, 673).

7) Über Hemmung in der Entwicklung der Ovula vgl. z. B. MÜLLER-THURGAU, 2. Jahresber. Versuchsstat. Wädenswil u. a. m.; über Hemmung der Frucht- und Samenschalenentwicklung z. B. AMELUNG, a. a. O. 1894, der verkümmerte *Cucurbita*-Samen von Dunkelkulturen erntete.

Ringzellen zu hohen polyedrischen stärkegefüllten Parenchymelementen werden lassen¹⁾.

Bei den Produkten des Kambiums schließlich gibt sich die Hemmung in der Gewebedifferenzierung dadurch kund, daß im Xylem der Unterschied zwischen Herbst- und Frühjahrsholz verschwindet oder doch wenigstens stark zurücktritt. ANDRÉ machte in Bestätigung der von KLEBS betonten Beziehungen auf die Notwendigkeit reichlicher Nährsalzversorgung für die Bildung von Weitholz aufmerksam und ließ bei *Nicotiana* und *Lantana* im Versuch homogenes Holz bei konstanter Wasser- und Salzversorgung entstehen²⁾. —

Auch regressive Veränderungen, welche die Gewebe der Pflanzen normalerweise durchmachen, können gehemmt werden, so daß — ähnlich wie es oben bereits für die Zelle zu schildern war — auch die Lebensdauer der Gewebe auf dem Wege der Hypoplasie verlängert werden kann. Daß die Zerstörung des Marks in etiolierten Sprossen unterbleiben kann, während sie in normal entwickelten schon früh zur Bildung großer Gewebelücken inmitten des Zentralzylinders führt, war oben (S. 41, vgl. Fig. 29) schon auseinanderzusetzen. Die Desorganisation des Markes erfolgt in den von *Endophyllum euphorbiae silvaticae* infizierten Stengeln von *Euphorbia amygdaloides* später als in den normalen³⁾. Läßt man Luftwurzeln von *Aerides* sich in wasser- oder dampfgesättigten Räumen entwickeln, so bleibt die Velamenbildung aus; die Epidermiszellen bleiben lebend und produzieren sehr mächtige, plasmaströtende Wurzelhaare. Entblätterte Triebe von *Aesculus hippocastanum* und *Ae. pavia* behalten die Behaarung ihrer Achsen bis spät in den Sommer, normal beblätterte Triebe entledigen sich der Trichome schon früh⁴⁾.

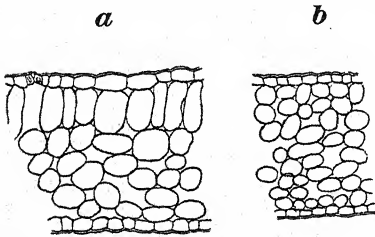


Fig. 191.
Qualitative Hypoplasie; *Cardamine pratensis*, Blattquerschnitt — a der Landform, b der Wasserform. Nach SCHENCK.

Bei den Kryptogamen sind die Erscheinungen der Hypoplasie dieselben wie bei den Phanerogamen: je weiter die Differenzierung der Gewebe bei ihnen fortzuschreiten vermag, desto auffälliger können die hypoplastischen Individuen oder Organe von den normalen abweichen.

Die Pteridophyten unterscheiden sich hierin nicht wesentlich von den phanerogamischen Gefäßpflanzen⁵⁾.

1) SCHILLING, E., Weißfleckige u. stärkehaltige Leinsamen (Faserforschung 1922, 2, 276).

2) WIELER (Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Thar. Forstl. Jahrb. 1892, 42, 72) sah die Bildung der Jahresringe ausbleiben. KNY (Eine Abnormität in der Abgrenzung der Jahresringe. Sitzungsber. Naturf. Fr. Berlin 1890, 138) beobachtete dünnwandiges Herbstholz; weitere Angaben ausgedehnter Experimente beschreibt ANDRÉ, H., Üb. d. Ursachen d. period. Dickenwachstums des Stammes (Zeitschr. f. Bot. 1920, 12, 177); Über die Verdoppelung der Jahresringe (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1879).

3) MÜLLER, W., Der Entwicklungsgang des *Endophyllum euphorbiae silvaticae* (D.C.) WINTER und der Einfluß dieses Pilzes auf die Anatomie seiner Nährpflanzen *Euphorbia amygdaloides* (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1908, 20, 333).

4) BERTHOLD, G., Unters. z. Physiol. d. pflanzl. Organisation 1904, 2, 204.

5) Vgl. z. B. MORTON, Die biologischen Verhältnisse der Vegetation einiger Höhlen im Quarnergebiet (Österr. bot. Zeitschr. 1914, 64, 277).

Von den Bryophyten interessieren besonders die Marchantiazeen wegen der weitgehenden Gewebedifferenzierung ihres Thallus. In Fig. 192 *a* wird die Zusammensetzung eines normalen Thallus aus einer rhizoiden-tragenden Haut, einem interstitienfreien farblosen Parenchym, dessen Zellen zum Teil schwach netzförmig verdickte Wände besitzen, einem Assimilationsparenchym und einer oberen, von Atemporen durchbrochenen „Epidermis“ veranschaulicht. Diese komplizierte Struktur geht an Exemplaren, die bei schwachem Licht oder im dampfgesättigten Raume kultiviert werden, fast ganz verloren. Die unter der oberseitigen Epidermis liegenden Assimilationsfäden und die dickwandigen Parenchymzellen verschwinden ganz: in allen

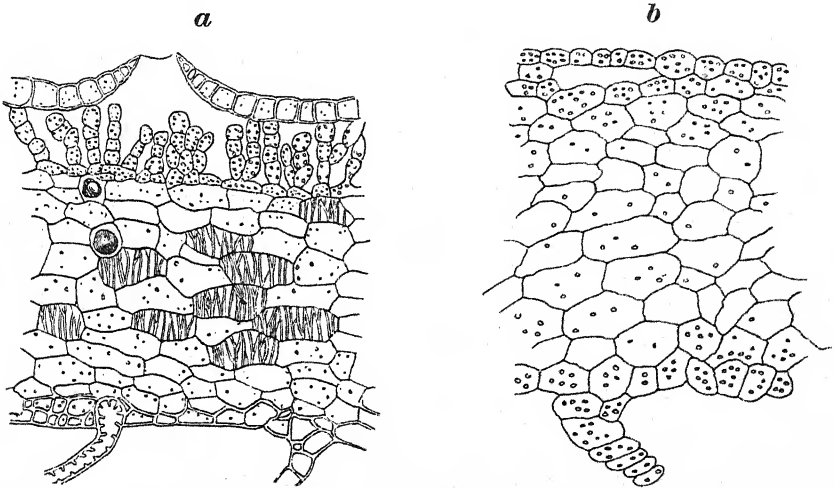


Fig. 192.

Hypoplasie bei Etiololement. *a* Querschnitt durch einen normal entwickelten Thallus von *Lunularia*. Nach NESTLER (Natürl. Pflanzenfam., 1, 3, 17). *b* Querschnitt durch ein bei Lichtmangel erwachsenes Exemplar. Nach BEAUVÉRIE.

seinen Teilen besteht der Thallus aus gleichgearteten Zellen; geringe Mengen von Chlorophyll sind in allen Schichten anzutreffen, in den oberflächlichen Lagen etwas reichlicher als in den mittleren (vergl. Fig. 192 *b*)¹⁾.

Aus der Reihe der Bryophyten lassen sich noch verschiedene andere lehrreiche Beispiele anführen. Bei *Bryum argenteum* sterben die Zellen im oberen Teil der Blätter ab, füllen sich mit Luft und geben dadurch den Sprossen den charakteristischen Silberglanz. Wie GÖBEL gezeigt hat²⁾, bleibt diese Differenzierung des Blattes aus, wenn das Moos an feuchten Standorten kultiviert wird: die Zellen an der Blattspitze bleiben lebend und grün. Dieselbe Differenzierung, die durch Absterben bestimmter Zellen-

1) STAHL, a. a. O.; RUGE, Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose (Flora 1893, 77, 294); BEAUVÉRIE, Étude d. modific. morph. et anat. des thalles de *Marchantia* et de *Lunularia* obtenues expérimentalement (Soc. Linn. Lyon 1898, 44, 57); DACHNOWSKI, Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia polymorpha* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, 44, 254).

2) GÖBEL, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen (Flora 1887, 82, 1); ferner Organographie 1. Aufl. 1901, 368. Vgl. auch GÉNEAU DE LAMARLIÈRE & MAHEU, J., Sur la flore des mousses des cavernes (C. R. Acad. Sc. Paris 1901, 132, 921).

gruppen zustande kommt, findet sich auch bei anderen Moosarten und läßt sich auch bei ihnen (vgl. GÖBEL) unterdrücken. *Leucobryum glaucum* behält seine Struktur bei, auch wenn es unter Wasser kultiviert wird. — Einen Mangel an Differenzierung beobachtete ferner OEHLMANN¹⁾ an den „Rudimentärblättern“ von *Sphagnum*, die er durch Kultur des Mooses in „schlechten Nährmedien und bei schwacher Belichtung erhielt. Während die normalen Blätter aus schmalen, grünen und großen, farblosen Zellen sich zusammensetzen, sind in den Rudimentärblättern die Zellen beiderlei Art ungefähr gleich groß und auch wesentlich anders angeordnet als im normalen Blatt. An submersen Laubmooskapseln bleibt die Entwicklung derjenigen Gewebe unvollkommen, die das Abwerfen eines Deckels bewirken²⁾ usw.

Auch an den reich differenzierten Geweben vieler Algen und Pilze treten ganz ähnliche Hemmungserscheinungen auf; günstige Objekte geben die Meeresalgen ab³⁾, besonders die in künstlichen Kulturen erwachsenen Exemplare, andererseits die Hutzpilze: in Bergwerken und anderen lichtlosen, feuchten Lokalitäten sind schon wiederholt „verkrüppelte“ Schwämme gesammelt worden, die auch in ihrer Gewebedifferenzierung hinter den normalen Exemplaren zurückgeblieben waren⁴⁾.

Schließlich müssen noch die an Kodiazeeen (Siphoneen) leicht erzeugbaren Hypoplasien hier erwähnt werden; wenn es sich auch bei ihnen um einzellige Gewächse handelt, so erfahren doch bei ihnen die verschiedenen Teile der großen, reich verzweigten Zellen ähnliche Differenzierung wie bei den vielzelligen Gewächsen die verschiedenen Zellschichten ihrer Gewebe. Bei normalen Exemplaren von *Udotea Desfontainii* setzt sich der spreitenförmige Teil des Thallus aus parallel gelagerten, längs verlaufenden Schläuchen zusammen, aus welchen zahlreiche, mannigfaltig gestaltete Seitenäste von begrenzter Wachstumsdauer entspringen. Die letzteren sind selbst wiederum reichlich verzweigt und vielfach gelappt und verzahnen sich mit ihren kurzen Verästelungen ineinander. Bei mehrmonatlicher Kultur im Aquarium ändert sich das Bild vollkommen. Die erstgenannten parallel gelagerten Schläuche zeigen eine unvermindert ergiebige, oft sogar gesteigerte Wachstumstätigkeit, verzweigen sich reichlich, legen aber keine „Kurztriebe“ mehr an. Die feste Verbindung zwischen den einzelnen Schläuchen fehlt somit, der Thallus verliert total seine charakteristische Form, die isolierten Schläuche überspinnen ihre Nachbarschaft mit einem losen, grünen Netz: der formale und funktionelle Unterschied zwischen den einzelnen Teilen der Zelle ist gänzlich verschwunden. — Ähnlich verhält sich *Codium tomentosum*, dessen normaler Thallus in seiner äußeren Schicht aus keulig angeschwollenen, senkrecht zur Oberfläche orientierten „Palisadenschläuchen“ sich zusammensetzt. An ihrer Spitze entspringen, scharf von diesen abgesetzt, die schlanken unverzweigten „Trichomschläuche“. Alle diese Unterschiede gehen bei längerer Kultur verloren; die Trichomschläuche werden, wenn überhaupt noch als solche kenntlich, den anderen ähnlich, verzweigen sich reichlich, usw. — Schließlich sei noch der an

1) OEHLMANN, Vegetative Fortpflanzung der Sphagnazeen, Dissertation, Freiburg i. Br. 1898.

2) ELSSMANN, E., Stud. üb. wasserbewohnende Laubmoose (Hedwigia, 1922, 64, 52).

3) Vgl. z. B. PETERSEN, Note s. l. crampons chez le *Laminaria saccharina* (Bot. Not., 21, 319).

4) Vgl. z. B. BAMBEKE, Sur un exemplaire monstrueux de *Polyporus sulfureus* (Bull. soc. mycol. France 1902, 18, 34).

Struvea beobachteten Hemmungserscheinungen gedacht, die zwar wesentlich Neues nicht bringen, aber ihres biologischen Interesses wegen Erwähnung finden mögen. Nach WEBER VAN BOSSE¹⁾ lebt *Str. delicatula* zuweilen in Symbiose mit einem Schwamm (*Halichondria*), entwickelt aber alsdann statt des charakteristischen, reich verzweigten Sprosses nur *Vaucheria*-ähnliche Fäden — so wie die *Udotea*- und *Codium*-Exemplare der Laboratoriumskulturen.

Hemmung der Zellteilung bei fortgesetztem Wachstum.

NÄGELI²⁾ fand in einem Faden von *Spirogyra orthospira* var. *spiral*is eine Zelle mit zwei Kernen: sie war doppelt so lang als die normalen. v. WISSELINGH³⁾, der halb verdorbene Kulturen von *Sp. triformis* wieder zu üppiger Entwicklung brachte, hat in allen Fäden der neuen Kulturen mehrkernige Zellen beobachtet: die Querwandbildung war entweder unterblieben, oder es waren nur unvollkommene ringförmige oder einseitig ausgebildete Wände entstanden; die Zellen enthielten 2, 3, 4 und mehr (bis 8) Kerne. Bei den vierkernigen maß v. WISSELINGH im Durchschnitt eine Länge von 397,5 μ , bei den größten unter ihnen 450 und 455 μ . „Doch ist diese Länge verhältnismäßig gering; sie ist weniger als das Dreifache der mittleren Länge der einkernigen Zellen.“ — Welche Bedingungen im einzelnen bei v. WISSELINGHs soeben erwähnten Versuchen für das Zustandekommen der abnorm großen Zellen maßgebend waren, läßt sich nicht angeben. Zahlreiche Versuche desselben Autors zeigen, daß Zentrifugenbehandlung das Zustandekommen vielkerniger Zellen fördert. Ähnliche Resultate wie v. WISSELINGH erzielte GERASSIMOFF bei Anwendung niedriger Temperaturen und durch Behandlung mit Giften (Chloralhydrat, Äther, Chloroform). — Wie bei Zygnemazeen bleibt auch — bei ungeeigneten Lebensbedingungen — die Zellteilung der Desmidiaceen zuweilen unvollkommen; abenteuerlich gestaltete Klosterienketten beobachtete ANDREESSEN⁴⁾ in seinen Kulturen (Fig. 193).

Die Entstehung und das Verhalten der vielkernigen *Spirogyra*-Zellen stimmen in wesentlichen Punkten mit dem Schicksal der „Langstäbchen“ überein, die HANSEN für *Bacterium Pasteurianum* beschrieben hat⁵⁾. Auf Doppelbier erscheint bei einer Temperatur von 5 bis etwa 34° C das Bakterium in seiner „normalen“ Zellenform: es entwickeln sich kettenweise vereinigte, 2 μ lange, 1 μ breite Stäbchen („Kurzstäbchen“). Wird die Kultur der Kurzstäbchen auf frischem Nährsubstrat bei 40° C fortgesetzt, so wachsen die einzelnen Zellen zu langen Stäbchen aus. Mit anderen Worten: das Wachstum wird fortgesetzt, aber die unter normalen Verhältnissen eintretenden Teilungen unterbleiben, und es entstehen „Langstäbchen“, die bis 40 μ lang werden können (vgl. Fig. 194). Bringt man die Langstäbchenkultur in eine Temperatur von 34° C zurück, so wird die

1) WEBER v. BOSSE, Études s. des algues de l'archipel malaisien I (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1890, **3**, 79).

2) NÄGELI, Pflanzenphysiologische Untersuchungen 1855, H. I, 43.

3) v. WISSELINGH, Über mehrkernige *Spirogyra*-Zellen (Flora 1900, **37**, 378). Über den Nachweis des Gerbstoffes in den Pflanzen und seine physiologische Bedeutung (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. II, 1915, **32**, 155).

4) ANDREESSEN, Beitr. z. Kenntn. d. Physiol. d. Desmidiaceen (Flora 1909, **99**, 373, 399).

5) HANSEN, Rech. s. l. bactéries [acétifiantes (Travaux du Labor. de Carlsberg 1894, **3**).

vorher „gehemmte“ Segmentierung nachgeholt: die langen Zellen zerfallen in eine große Anzahl von Kurzstäbchen; es liegt wiederum die „normale“ Zellenform vor, von der wir ausgingen.

Je komplizierter die der normalen Teilung vorausgehenden Wachstumsvorgänge sind, desto auffälliger weichen die durch die erwähnten Hemmungen bedingten abnormen Zellenformen von den normalen ab (*Closterium* u. a.). WISELINGH fand, daß vielkernige *Spirogyra*-Zellen — auch wenn zunächst ihr Aussehen durchaus normal ist — leicht kränkeln und sich weniger widerstandsfähig zeigen als normale einkernige.

Die äußeren Faktoren, deren Einwirkung abnorm große Scheitelzellen zustande kommen läßt, können verschiedene sein. KNY¹⁾ beobachtete, daß unter der Einwirkung von Parasiten (*Chytridium sphacellarum*) die Scheitelzellen der Nebenäste von *Cladostephus spongiosus* ihre Teilungen einstellen, ihr Wachstum aber fortsetzen und dabei in ihrem oberen Teil keulenförmig anschwellen. Am Inhalt der Zellen sind irgendwelche Veränderungen nicht erkennbar. Ähnliche Wachstumserscheinungen kommen an *Sphacelaria tribuloides* vor²⁾.

Ein weiteres Beispiel liefert *Padina pavonia*. Umgedrehte Exemplare der dorsiventralen Alge, die auf ihrer morphologischen Unterseite beleuchtet werden, rollen ihre Randspirale auf, und die Zellen der Scheiteltante schwellen zu blasigen Formen an³⁾.

BLAZEK⁴⁾, der den „Einfluß von Benzoldämpfen auf die pflanzliche Zellteilung“ an Wurzelspitzen von *Pisum sativum* studierte, stellte fest, daß unter den abnormen Bedingungen die Kerne sich wiederholt teilen, die Scheidewände aber vielfach nicht

gebildet werden, so daß vielkernige Zellen zustande kommen.

Andere Fälle sind insofern komplizierter, als mit der Hemmung der Zellteilung das fortgesetzte Wachstum der Zellen und die Teilung ihrer Kerne mehr oder weniger deutliche Störungen erfahren.

1) KNY, Entwicklung einer Chytridiee aus der Untergattung *Olpidium* (Sitzungsbericht Naturf. Fr. Berlin 1871, 93).

2) Die Blaszellen von *Antithamnion* sind nicht parasitären Ursprungs, sondern normale Gebilde; vgl. NESTLER, Die Blaszellen von *Antithamnion plumula* usw. (Wissenschaftl. Meeresunters. 1898, N. F., 3).

3) BITTER, Anatomie und Physiologie von *Padina pavonia* (Ber. d. D. bot. Ges. 1899, 17, 255).

4) BLAZEK, Abhandl. böhm. Akad. 1902, 11, Nr. 17 (Referat von NĚMEC im Bot. Zentralbl. 1902, 90, 548); vgl. NĚMEC, D. Probleme d. Befruchtungsvorgänge, 1910.



Fig. 193.

Zellenwachstum
und Kernteilung ohne
Querwandbildung.

In Nährlösungen ungeeig-
neter Zusammensetzung ent-
stehen neben anderen Miß-
formen Ketten aus mehreren
Zellen (*Closterium monili-
forme*). Nach ANDRESEN.

Bleiben schließlich auch die Kernteilungen aus, und ist es nur das Zellenwachstum, das ungehemmt seinen Fortgang zu nehmen vermag, so resultieren abnorm große, einkernige, oft abnorm gestaltete Zellen.

In diesen und ähnlichen Fällen sehen wir Zellen entstehen, die manchen der weiter unten beschriebenen „Wachstumsanomalien“ und „Hypertrophien“ außerordentlich ähnlich werden können; wenn wir auf die hier genannten bereits bei Behandlung der Hypoplasien hinweisen, so geschah es, weil bei ihnen es sich um Zellen handelt, die auch bei ungestörtem Fortgang ihrer Entwicklung noch gewachsen wären, und der Ausfall bestimmter Erscheinungen wie Zellen- und Kernteilung es zu

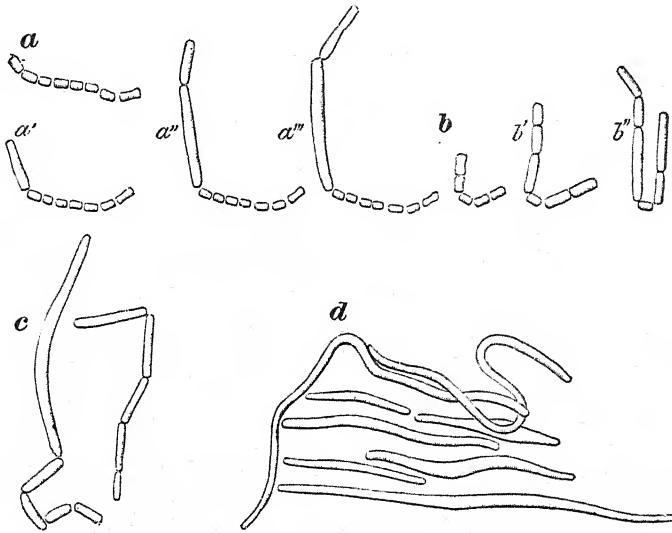


Fig. 194.

Zellenwachstum ohne Zellteilung; Entwicklung von *Bacterium Pasteurianum*, Umbildung von Kurzstäbchen zu Langfäden, bei Kultur auf Doppelbier-Agar, 40,5° C. *a* Kette von 8 Kurzstäbchen nach 6, 10 und 20 Stunden (*a'*, *a''* und *a'''*), *b* Kette von 5 Kurzstäbchen nach 5 und 9 Stunden (*b'* und *b''*), *c* und *d* nach 10 bzw. 21 Stunden.

Nach HANSEN (aus LAFAR, Techn. Mykologie).

sein scheint, welcher das Zustandekommen der abnormen Formen in erster Linie bestimmt. Es ist klar, daß die hier genannten Erscheinungen insofern nicht zu den Hypoplasien gerechnet werden dürfen, als durch sie Formen und Zustände geschaffen werden, die (s. o. S. 255) aus der normalen Ontogenie der betreffenden Pflanzenorgane nicht bekannt sind.

* * *

Für alle Gruppen hypoplastischer Anomalien gilt, daß sie von entsprechenden Erscheinungen, die wir bei typischem Ablauf der Ontogenese, d. h. an normalen Pflanzen und Pflanzenteilen wahrnehmen, nicht scharf zu trennen sind. „Hypoplasie“ tritt an normalen Individuen unter dem Einfluß äußerer Bedingungen ein, wie z. B. bei der unterschiedlichen Ausbildung von Wasser- und Luftblättern vieler Hydrophyten, deren Strukturen sich voneinander in demselben Sinne und demselben Grad unterscheiden können wie die oben beschriebenen abnormen Blattstrukturen von den

normalen. Die schwimmende *Riccia natans* weist Differenzierungen auf, die der submersen *R. fluitans* fehlen (Ventalschuppen, Rhizoiden). Daß in den Geweben vieler Hydrophyten der Prozeß der Verholzung sehr zurücktritt, ist bekannt; ähnliches lehrt der Vergleich verschiedener *Dumortiera*-Arten¹⁾. Die dem Substrat anliegenden dorsiventralen Orchideenwurzeln (*Phalaenopsis* u. a.) zeigen auf der schwach transpirierenden Schatten-seite hypoplastische Ausbildung ihrer Hautgewebe²⁾. Geringe Ausbildung der Leitbündel ist für parasitisch lebende Phanerogamen bekannt u. a. m.

Als Hypoplasien — gemessen an kräftiger entwickelten und reichhaltiger differenzierten Teilen des nämlichen Individuums — erscheinen uns manche durch den Einfluß innerer Faktoren bedingte Strukturen, z. B. die unvollkommene Mesophylldifferenzierung vieler Niederblätter und Hochblätter im Vergleich zu der der Laubblätter, die unvollkommene Differenzierung der Keim- und Primärblätter³⁾, die abweichende Struktur der aus Wurzelknospen entsprossenen Triebe⁴⁾, die Unterschiede zwischen den Blättern der Kurz- und Langtriebe⁵⁾, ferner ist an das von der Insertionshöhe der Laubblätter abhängige Maß der Entwicklung zu erinnern⁶⁾, an den Strukturunterschied zwischen Blattspitze und Blattgrund⁷⁾. An den Sprossen der Rhipsalideen entstehen, wie VÖCHTING beschreibt, verkümmerte Epidermisstreifen, die durch die unvollkommene Entwicklung der Stomata und durch andere Merkmale sich als „Hemmungsbildungen“ zu erkennen geben⁸⁾. Ganz ähnliche liegen in den „Interkostalstreifen“ vor, die SENN an der Wasserform einer neukaledonischen *Marsilia* fand, und deren Epidermiszellen auf embryonaler Entwicklungsstufe stehen bleiben⁹⁾. Viele Beispiele ließen sich für normale „Hemmungen“ in der Ausdifferenzierung des Spaltöffnungsapparates erbringen¹⁰⁾.

Auf eine weitere Klasse von Hemmungsbildungen wird man beim Vergleich nahe verwandter Arten aufmerksam: die unvollkommen differenzierten Karyopsenschalen bespelzter Gramineenfrüchte (*Hordeum* u. a.) erscheinen hypoplastisch gegenüber den weitgehend differenzierten Schalen der unbespelzten Körner (*Triticum* u. a.).

1) GÖBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen 1891, **2**, 223.

2) GÖBEL, Organogr. d. Pfl., 2. Aufl., 1913, **1**, 309, Fig. 319.

3) GÖBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen 1891, **2**, 246 (*Nymphaea ampla*); SCHRÄMM, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen (Flora 1912, **104**, 225); NORDHAUSEN, Über Sonnen- und Schattenblätter, II. Mitteilung (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, **30**, 483); SIEDENTOPP, Zur Anatomie der Erstlingsblätter einiger Arten von *Sarracenia*, Dissertation, Kiel 1913; DOSE 1914, s. u.

4) DUBARD, Recherches sur les plantes à bourgeons radicaux (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 1903, **17**, 109).

5) FAHRENHOLTZ, s. o. S. 263.

6) Vgl. z. B. YAPP, *Spiraea ulmaria* L. and its bearing on the problem of xeromorph in marsh plants (Ann. of bot. 1912, **26**, 815).

7) PAULMANN, R., Über die Anatomie der Laubblätter (Flora 1914, **107**, 227; dort weitere Literaturangaben); DOSE, Beiträge zur Anatomie der Kotyledonen und Primärblätter, Dissertation, Göttingen 1914.

8) VÖCHTING, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1873/74, **9**, 370); Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers, Tübingen 1908, 8.

9) SENN, Schwimmblase und Interkostalstreifen einer neukaledonischen Wasserform von *Marsilia* (Ber. d. D. bot. Ges. 1909, **27**, 111).

10) Vgl. z. B. HABERLANDT, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose (Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, **17**, 359, 472): die Entwicklung der Stomata (Sporogon) kann auf den verschiedensten Stufen stehen bleiben; bei manchen Arten kommen überhaupt keine völlig ausgebildeten Spaltöffnungen, sondern nur noch hypoplastische vor.

2. Umdifferenzierung und Rückdifferenzierung.

Namentlich bei den Erörterungen über Geweberestitution hat sich klar erweisen lassen, daß der histologische Charakter, den ein lebendes Dauergewebe aufweist, keineswegs ein definitiver zu sein braucht, daß vielmehr die verschiedenartigsten Wandlungen eintreten können, die aus Markgewebe, Kallus und Kambium Xylem und Phloëm, aus Rinde Xylem, aus Grundgewebe Epidermis usw. usw. hervorgehen lassen.

Als Umdifferenzierung im engeren Sinne des Wortes oder als Metaplasie sollen diejenigen Änderungen des Gewebecharakters bezeichnet werden, bei welchen weder Zellenwachstum noch Zellteilung im Spiele ist. —

Der Terminus Metaplasie entstammt dem Wortschatz der Mediziner; VIRCHOW bezeichnete als Merkmal dieses Vorganges Persistenz der Zellen bei Veränderung des Gewebecharakters¹⁾.

Metaplasie spielt in der pathologischen Histologie der Pflanzen eine viel bescheidenere Rolle als am Tier- und Menschenkörper. Zwar muß auch bei vielen Gewebeumwandlungen der letzteren es wohl noch fraglich bleiben, ob wirklich Metaplasie im soeben gekennzeichneten engeren Sinne des Wortes vorliegt, oder ob die Änderung im Charakter des Gewebes sich mit dem Vorgang der Zellteilung kombiniert bzw. ihm folgt. Immerhin sehen wir im Tier- und Menschenkörper echte Metaplasie bei Anlässen verschiedener Art zur Grundlage wichtiger pathologischer Prozesse werden; freilich ist ein solcher Übergang nur zwischen nahe verwandten Gewebeformen, namentlich unter den verschiedenen Binde substanzgeweben möglich, wenn auch der ursprüngliche Charakter der umgewandelten Zellen dabei völlig unkenntlich werden kann — beispielsweise wenn retikuläres Bindegewebe in Fettgewebe sich umwandelt.

Bei den Pflanzen ist die Zahl der beobachteten Umwandlungen sehr viel geringer als bei den tierischen Geweben, und überdies bleibt in allen Fällen der ursprüngliche Charakter der metaplastisch veränderten Zellen ohne weiteres kenntlich. Die Gründe sind unschwer zu erkennen: während bei der Metaplasie tierischer Gewebe die Form der Zellen sich der verschiedensten Änderungen fähig zeigt, bleibt sie bei den Pflanzenzellen stets durch den festen Zellulosemantel der einzelnen Elemente fixiert: Formänderung wird ihnen erst durch Wachstum ermöglicht und kommt somit bei Änderungen rein metaplastischen Charakters nicht in Betracht.

Alle Zellenveränderungen, welche als metaplastische bezeichnet zu werden verdienen, kommen entweder durch Veränderungen des lebenden Plasmas, der toten Zelleinschlüsse oder der Membran zustande.

Weiterhin wird zu ermitteln sein, ob bei solcher Änderung in der Beschaffenheit der Membranen und des Zellinhaltes die betroffenen Zellen nicht nur Eigenschaftskombinationen annehmen, die ihnen beim normalen Gang der Dinge fremd geblieben wären, sondern auch zu Qualitäten zurückkehren können, durch welche frühere Phasen ihrer Entwicklung normal gekennzeichnet waren. Daß pflanzliche Zellen eine „Rückdifferenzierung“ erleben können, unterliegt keinem Zweifel: autonom und veranlaßt durch irgendwelche Angriffe äußerer Agentien können Zellen der verschieden-

1) Vgl. VIRCHOW, Über Metaplasie (Arch. f. path. Anat. 1884, **97**, 410); NUSBAUM, J., Die entwicklungsmechanischen metaplastischen Potenzen der tierischen Organe 1912 (wir sprechen im vorliegenden Kapitel nur von NUSBAUMS metazytischer Metaplasie).

artigsten Dauergewebe wieder embryonal oder meristematisch werden. Wie aber soeben für die Umdifferenzierung im allgemeinen, so ist auch hier für die Rückdifferenzierung im besonderen festzustellen, daß sie sich im allgemeinen mit Vorgängen des Zellenwachstums und der Zellteilung kombiniert.

Sehen wir irgendwann Zellen auf dem Wege der Rückdifferenzierung zu früheren Phasen ihres Form- und Strukturwechsels zurückkehren, so wäre in jedem einzelnen Falle zu prüfen, ob die Zelle oder bestimmte Teile ihres Organismus rückläufig die zurückgelegten Phasen der Entwicklung wieder durchschreitet — oder auf irgendwelchem anderen Weg zu Formen und Strukturen gelangt, die den früheren völlig oder fast völlig gleichen¹⁾. Das Flächenwachstum der Zellmembranen dürfte unter allen Umständen irreversibel sein; vom Dickenwachstum der Membranen können wir uns leicht vorstellen, daß dem Aufbau ein Abbau folge. Auch für bestimmte Veränderungen des Zellenleibes sind Reversibilität und Reversion leicht vorstellbar — z. B. für die Metamorphose der Plastiden, die aus Leukoplasten zu Chloro- und Chromoplasten und unter bestimmten Umständen wieder zu Chloro- und Leukoplasten werden können. Auch in diesen und ähnlichen Fällen wird es aber zweifelhaft, wenn nicht unwahrscheinlich bleiben, daß die rückläufige Differenzierung in allen Stücken bis in die feinsten Einzelheiten spiegelbildlich die Vorgänge der Vorwärtsentwicklung wiederhole.

a) Veränderungen des Zellinhaltes.

Veränderungen des Zellinhaltes kommen hier nur insofern für uns in Betracht, als es sich um mikroskopisch leicht wahrnehmbare, den histologischen Charakter der Gewebe bestimmende Anteile handelt.

Zu den häufigsten und auffälligsten metaplastischen Veränderungen dieser Art gehört die Bildung von Chlorophyll in Zellen, die normalerweise chlorophyllfrei bleiben. Die Einwirkung des Lichtes, die bei den meisten Pflanzen bekanntlich für die Bildung des Chlorophylls unerläßlich ist, ruft vielfach metaplastisches Ergrünen hervor an Organen, welche unter normalen Verhältnissen dem Licht entzogen bleiben: Knollen, Zwiebeln, Rhizome und Wurzeln vieler Pflanzen, sowie die Kotyledonen mancher hypogäisch keimenden Gewächse ergrünen am Licht; nach der herrschenden Auffassung von der Entstehung der Chloroplasten müssen wir annehmen, daß die in den Zellen der unterirdischen Organe vorhandenen, farblosen Chromatophoren (Leukoplasten) sich unter dem Einfluß des Lichtes zu grünen Farbstoffträgern umwandeln. Beachtenswert ist dabei, daß allen unterirdischen Organen bei ihrem metaplastischen Ergrünen nur ein bescheidener Grad der Grünfärbung erreichbar ist. Ihr Farbton bleibt von dem typischer Assimilationsorgane meist weit entfernt und gleicht eher dem blassen Grün vieler Nieder- und Nebenblätter oder der Koleoptilen mancher Gräser. Relativ stark ergrünen die isolierten, am Licht belassenen Kotyledonen von *Vicia* u. a. BONNIER²⁾ sah das Gewebe seiner Versuchspflanzen, die ununterbrochen der Beleuchtung

1) Vgl. HACKER, V., Üb. umkehrbare Prozesse in der organischen Welt (Abhandl. z. theor. Biol. 1922, Nr. 15).

2) BONNIER, Infl. de la lumière électrique continue s. la forme et la structure d. pl. (Rev. gén. de Bot. 1895, 7, 241).

durch Bogenlampen ausgesetzt waren, bis ins Mark hinein ergrünen; die Zellen der Markstrahlen und des Markes, die normalerweise farblos sind, führten Chlorophyll. Besonders energisches Ergrünen gibt LOPRIORE¹⁾ für belichtete Wurzeln der in Lösungen kultivierten Pflanzen an (*Vicia faba*); namentlich im Zentralzylinder war die Chlorophyllbildung sehr kräftig. *Daucus*-Wurzeln ergrünen nach Bloßlegung ihrer inneren Gewebe in den Zonen der jüngsten Xylem- und Phloëmschichten.

SIEBERT hat neuerdings die weite Verbreitung der Ergrünungsfähigkeit der Wurzeln dargetan, die bevorzugte Reaktionsfähigkeit der Leguminosen in Bestätigung früherer Autoren geschildert (besonders für *Vicia pisiiformis*) und hat gezeigt, daß junge Wurzeln kräftiger ergrünen als alte²⁾. Zu beachten ist, daß keineswegs alle farblosen Zellenarten und Organe sämtlicher zur Chlorophyllbildung befähigten Pflanzen unter der Einwirkung des Lichtes ergrünen; während Wurzeln von *Cucurbita*, *Menyanthes*, *Zea*³⁾ und vielen anderen am Lichte blaßgrün werden, bleiben die Wurzeln anderer Pflanzen dauernd farblos. Bei diesen und ähnlichen Fällen muß vorläufig noch dahingestellt bleiben, ob nur die „richtige“ Kombination von Bedingungen, welche jenen Organen das Ergrünen am Lichte möglich machen, noch nicht gefunden ist, oder ob ihnen die Voraussetzung zur Chlorophyllbildung — der Besitz von entwicklungsfähigen Leukoplasten — abgeht. Nach SIEBERT ergrünen die Adventivwurzeln panaschierter *Tradescantia*-Pflanzen am Lichte nur dann, wenn sie von grünen Sektoren (s. o. Fig. 12) ausgehen.

Zweifellos können auch andere Einwirkungen als die des Lichtes metaplastisches Ergrünen herbeiführen bzw. die Hemmungen beseitigen, welche normalerweise der Chlorophyllbildung in den Zellen belichteter Organe im Wege stehen; dafür spricht die Chlorophyllbildung in den hypertrophierten Epidermiszellen mancher Erineumgallen (s. o. p. 219) sowie das „Vergrünen“ von Blumenkronen, Staubblättern und Samenknospen unter der Einwirkung von Parasiten, deren Behandlung zu den Aufgaben der pathologischen Morphologie gehört⁴⁾. Auf experimentellem Wege chlorophyllarme Grundgewebezellen zum Ergrünen zu bringen, gelang REICHE⁵⁾ durch Infiltration von Kartoffelstengeln mit Gewebepreßsäften; von den histogenetischen Prozessen, welche diese durch ihren Gehalt an Wundhormonen oder Wundtoxinen anregen, wird in dem der Entwicklungsmechanik gewidmeten Teil noch zu sprechen sein.

1) LOPRIORE, Über Chlorophyllbildung bei partiärem Lichtabschluß (Ber. d. D. bot. Ges. 1904, **22**, 385).

2) SIEBERT, A., Ergrünungsfähigkeit v. Wurzeln (Beih. z. bot. Zentralbl 1920, **37**, Abt. I, 185).

3) SIEBERTS Mitteilung, daß *Zea*-Wurzeln am Lichte nicht ergrünen, kann ich nicht bestätigen.

4) KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 99 ff.

5) REICHE, H., Üb. Auslösung v. Zellteilungen durch Infektion v. Gewebssäften usw. (Zeitschr. f. Bot. 1924, **16**, 248). — Lokales Ergrünen der Epidermis von *Monstera*-Blättern beschreibt LINSBAUER (Üb. Teilungsanomalien und metaplastische Chlorophyllbildung in d. Epidermis v. *Monstera*, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1924, **34**, 220); nach eigenen Beobachtungen handelt es sich bei den von LINSBAUER beobachteten Veränderungen einzelner Epidermiszellen um das thylloide Einwachsen benachbarter Mesophyllzellen, wie es auch an anderen Objekten gelegentlich zu sehen ist. Die thylloiden Füllungen nehmen mehr oder minder vollständig den Raum der Epidermiszellen für sich in Anspruch und teilen sich hie und da.

Mehrere Autoren haben festgestellt, daß die Behandlung¹⁾ mit Bordeaux-Brühe tiefgrüne Färbung der Versuchspflanzen veranlaßt; doch ist bei Bewertung dieser Befunde zu berücksichtigen, daß nach RUTH²⁾ durch Cu gleichzeitig das Wachstum der jugendlichen Blätter, für die er Chlorophyllzunahme feststellte, merklich gehemmt wird. Ähnliche Zunahme des Chlorophyllgehaltes gibt PETHYBRIDGE für seine Weizenpflanzen an, die in chlornatriumhaltiger Lösung kultiviert worden waren³⁾. Die Frage, inwieweit durch die Einwirkung chemischer, insbesondere giftiger Stoffe, die Chlorophyllkörner zum Wachstum, zur Vermehrung oder zu besonders reichlicher Pigmentproduktion angeregt werden können, bedarf noch näherer Prüfung.

Pollenschläuche bleiben, wie wir bereits hörten, im allgemeinen farblos⁴⁾, auch wenn sie in Kulturen tagelang dem Licht ausgesetzt werden. LIDFORSS⁵⁾ beobachtete ergrünte Pollenschläuche in künstlichen Kulturen, hat aber leider über seinen Befund keine näheren Mitteilungen gemacht.

„Vergrünung“ eines *Oedogonium*-Spermatozoon beobachtete KLEBS⁶⁾; die Bedingungen des Ergrünes und Vegetativwerdens wurden nicht ermittelt.

Das Ergrünen der Heterozysten hält GEITLER⁷⁾ für einen normalen Vorgang. —

Anhäufung von Stärke und Eiweiß, durch welche der histologische Charakter der Zellen verändert werden kann, treten unter Einflüssen verschiedenster Art ein; besondere Fülle an eiweißreichem Protoplasma ist nach Infektion durch Parasiten und nach Verwundung oft zu beobachten⁸⁾.

Abnormer Stärkereichtum (Stärkeschoppung) wird dann bemerkbar, wenn Abbau und Weiterleitung des bei der Photosynthese entstandenen Stärkematerials unterbleiben oder doch gehemmt werden — oder wenn ab-

1) Vgl. z. B. RUMM, Über die Wirkung der Kupferpräparate bei Bekämpfung der sog. Blattfallkrankheit der Weinrebe (Ber. d. D. bot. Ges. 1893, **11**, 79).

2) RUTH, W. A., The effect of Bordeaux mixt. upon the chlorophyll content of the primordial leaves of the common bean, *Phaseolus vulgaris* (Americ. Journ. of bot. 1922, **9**, 535).

3) PETHYBRIDGE, Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanzen, Dissertation, Göttingen 1899. Vermehrung der Chloroplasten nach Bestrahlung mit elektrischem Licht geben TJEBS, K. & UPHOF, J. C. TH. (D. Einfl. d. elektr. Lichtes auf d. Pflanzenwachstum, Landw. Jahrb. 1921, **56**, 313) an. Die Angaben von C. KRAUS (Über künstliche Chlorophyllerzeugung in lebenden Pflanzen bei Lichtausschluß. Landwirtsch. Versuchsstat. 1877, **20**, 415), nach welchen etioliierte Pflanzen durch Methylalkohol oder durch mechanische Hemmung ihres Längenwachstums zur Chlorophyllbildung angeregt werden können, bedürfen der Nachprüfung.

4) Von den Chlorophyllmengen, die RUHLAND & WETZEL (D. Nachweis v. Chloroplasten in den generativen Zellen v. Pollenschläuchen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1924, **42**, 3) mit Hilfe des Lumineszenzmikroskops nachweisen konnten, darf hier abgesehen werden.

5) LIDFORSS, Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche (Zeitschr. f. Bot. 1909, **1**, 443, 458 Anm.). Die alten Angaben von REISSEK (Vorläufige Anzeige Bot. Zeitg. 1844, **2**, 505) beruhen wohl auf Verwechslung der Pollenschläuche mit fadenförmigen Algen.

6) KLEBS, Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen 1896, 299.

7) GEITLER, L., Versuch einer Lösung d. Heterozytenproblems (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1921, **130**, 223).

8) Vgl. z. B. KOVCHOFF, L'infl. des blessures sur la formation des matières protéiques non digestibles d. l. pl. (Rev. gén. de bot. 1902, **14**, 449).

norm reichliche Ströme von löslichen Kohlenhydraten nach irgendwelchen Zellen oder Zellengruppen zusammenfließen und in ihnen zu Stärke verwandelt werden.

NOBBE sah Stärkehäufung wiederholt an seinen Versuchspflanzen (*Polygonum fagopyrum*) bei ungeeigneter Ernährung eintreten. An Pflanzen, die ungenügend mit Chlor versorgt wurden, sah er in den Parenchymzellen der Blätter eine „erstickende Überfülle von Stärkemehl“ sich anhäufen¹⁾. Dieselben Krankheitserscheinungen brachte die Ernährung mit unvorteilhaften Kaliumverbindungen (salpetersaures, schwefels., phosphors. K) mit sich: in Blättern und Internodien machte sich — wenigstens vorübergehend — eine abnorme Steigerung des Stärkegehalts geltend²⁾. Ähnliches beobachtete derselbe Autor an Buchweizenpflanzen, die ihrer Blüten beraubt worden waren³⁾. SCHIMPER⁴⁾ erhielt dieselbe Stärkehäufung in Blättern von *Tradescantia Selloi*, die in kalkfreien Nährlösungen kultiviert wurde. LAUBERT fand Stärkeschoppung bei blattrollkranker *Syringa*⁵⁾, SORAUER in den Nadeln der Fichten, deren Wachstum stockte⁶⁾. Ähnliche Beobachtungen machte NEGER⁷⁾ — u. s. f.

Einen Fall von starker Belastung der Zellen der Kartoffeltriebe mit Eiweißkristallen beschreibt HEINRICHER⁸⁾ — vgl. Fig. 195.

Um eine anomale Fülle von Kalziumoxalatkristallen zu erzielen, kultivierte W. MÜLLER Stecklinge (*Callisia*) in Lösung von Kalziumbikarbonat⁹⁾. Andererseits gelang es PATSCHOVSKY, durch Verabfolgung von gelöstem Oxalat die Bildung von intrazellulären Ca-Oxalatkristallen zu fördern oder anzuregen¹⁰⁾.

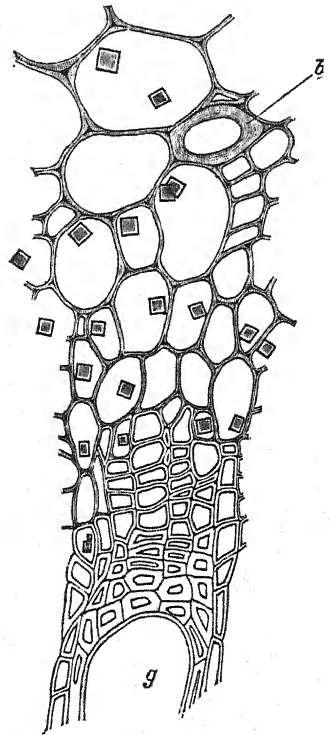


Fig. 195.

Anomale Anhäufung von Eiweißkristallen; *Solanum tuberosum*. Nach HEINRICHER.

1) NOBBE, Über die physiologische Funktion des Chlors in den Pflanzen (Landwirtsch. Versuchsstat. 1865, **7**, 371).

2) NOBBE, SCHRÖDER & ERDMANN, Üb. d. organ. Leistung d. Kaliums in den Pflanzen (Landwirtsch. Versuchsstat. 1871, **13**, 321, 386 ff.).

3) NOBBE, a. a. O. 1865, 371, 380, 385 und 1871, 390.

4) SCHIMPER, Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze (Flora 1889, **73**, 207).

5) LAUBERT, Über die Blattrollkrankheit der Syringen und die dabei auftretende abnorme Stärkehäufung in den Blättern der kranken Pflanze (Gartenflora 1914, **63**, 9).

6) SORAUER in Zeitschr. f. Pflanzen-Krankh. 1914, **24**, 379.

7) NEGER, Abnorme Stärkeansammlung in vergilbten Fichtennadeln (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch. 1910, **8**, 44).

8) HEINRICHER, E., Üb. massenhaftes Auftreten v. Krystalloiden in Laubtrieben d. Kartoffelpfl. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1891, **9**, 287).

9) MÜLLER, W., Üb. d. Abhängigkeit der Kalkoxalatbildung in d. Pfl. v. d. Ernährungsbeding. (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. 1, 1923, **39**, 321, 335).

10) PATSCHOVSKY, N., Üb. eine Möglichkeit d. außernormalen Entstehens v. pflanzl. Kalziumoxalat (Biol. Zentralbl. 1919, **39**, 481).

Schließlich mag noch der Anthozyanbildung als einer Möglichkeit zu metaplastischer Zellenveränderung gedacht sein. Daß nach Verwundung, nach Parasitenbesiedelung, unter dem Einfluß der Belichtung oder gesteigerter Nährstoffzufuhr und anderer Agentien sich Zellen rot färben, ohne Wachstum oder Teilungen zu erfahren, läßt sich an Objekten der verschiedensten Art beobachten — auch an Koniferen (*Phyllocladus*). Ebenso wie die normale Anthozyanbildung sich sehr oft auf bestimmte Gewebelagen eines Organs beschränkt, kann auch bei abnormer Pigmentbildung das Verhalten verschiedener Zellschichten ganz verschieden sein. (verwundete Blätter von *Nepenthes*-sp. u. a.).

Wie bei Untersuchung der normalen Gewebe wird auch bei den pathologischen konstatiert, daß chlorophyllfreie oder chlorophyllarme Gewebe oftmals zu Anthozyanbildung stärkere Neigung haben als grüne: ich verweise auf die Anthozyanproduktion in den blassen Anteilen panaschierter Pflanzen, auf das Erröten mancher Erineumbildungen usw.; nach SIEBERT (a. a. O. 1920) werden am Lichte gerade diejenigen Wurzeln reich an Anthozyan, welche zum Ergrünen wenig oder gar nicht befähigt sind.

b) Veränderungen der Zellmembran.

Wie aus der oben gegebenen Definition hervorgeht, kann Metaplasie der Zellen durch Veränderungen der Zellenwand nur insofern vermittelt werden, als die Membran durch abnormes Dickenwachstum, durch Dickenabnahme oder durch Änderung ihres chemischen Charakters die Qualitäten der Zelle beeinflußt.

Nicht jede abnorme Wandverdickung freilich, die in den unvergrößerten und ungeteilt bleibenden Zellen erfolgt, wird als eine metaplastische d. h. als die Umbildung irgendwelcher, die ganze Zelle berührenden Qualitäten aufzufassen sein. In vielen Fällen vielmehr hat die abnorme Zellulosebildung den Charakter eines degenerativen Prozesses. Eine scharfe Scheidung der degenerativen Membranbildungsprozesse von metaplastischen Umdifferenzierungen wird natürlich nicht immer leicht zu finden sein. Bei der Beurteilung des Dickenwachstums der Membran wird man zwei Arten der Verdickung auseinander zu halten haben: entweder das Plasma bildet charakteristische Wandverdickungen aus mit gesetzmäßig geformten und verteilten Tüpfeln, oder es erfolgt eine unregelmäßige Ablagerung von Zellulose, die bald hier, bald dort, bald reichlich, bald spärlich sich auf der normalen Zellhaut niederschlägt und bald massive Klumpen, bald zierliche Zapfen oder dergleichen zustande kommen läßt. Auf Vorgänge der zweiten Art wird bei Behandlung der degenerativen Zell- und Gewebeveränderungen zurückzukommen sein.

Gesetzmäßige Wandverdickung und Tüpfelbildung beobachtete v. BRETFELD bei verschiedenen Orchideen¹⁾, deren Blätter nach Verwundung durch Bildung von „netzfasertartigen“ Zellen vernarben. An Blättern von *Cymbidium aloifolium*, *Laelia anceps*, *Epidendron ciliare*, *Octomeria graminifolia* u. a. fiel ihm unterhalb der zerstörten Zellen eine aus einer oder mehreren Zellenlagen bestehende Schicht auf, die sich von dem gewöhnlichen Mesophyll durch eine mäßige Verdickung der

¹⁾ BRETFELD, Über Vernarbung und Blattfall (Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, **12**, 133, 144).

Zellenwände unterschied: die Membranen werden verdickt und weisen verschieden große, zart umschriebene Poren auf, die in ihrer Gesamtheit das Aussehen von Netzfaserwänden geben: dieselben Zellen treten im Orchideenblatt in der Nachbarschaft des Leitbündels auf. Während der Verdickung der Zellenwände schwinden der plasmatische Inhalt der Zellen, das Chlorophyll, die Stärkekörner; der Kern zerfällt. —

Metaplastische Umwandlung dünnwandiger Zellen zu trachealen Elementen tritt auch anderweitig auf. Der Bildung der Tracheiden und Tracheidengruppen im Kallusgewebe wäre hier zu gedenken. Daß nicht nur die im Verbande eines solchen wenig differenzierten Gewebes liegenden Elemente, sondern auch Zellen des Marks oder des Mesophylls zu Tracheiden sich „umdifferenzieren“ können, geht aus den Versuchen SIMONS und FREUNDLICHs hervor (s. o. S. 180 und Fig. 120); wir haben bei Behandlung der direkten Regeneration der Leitbündel von solchen Prozessen zu sprechen gehabt.

Membranverdickungen, welche Zellen parenchymatischer Art zu Steinzellen oder diesen ähnlich werden lassen, dürften in der normalen Histogenese nicht selten und als Ausdruck des Alterns zu verstehen sein¹⁾ (Sklerose von Markstrahlparenchym u. a.). Sehr langsames Wachstum scheint dem Vorgang der Sklerose günstig zu sein: hierüber berichten die an japanischen Zwergbäumchen angestellten Untersuchungen. RICHTER fand bei *Cryptomeria japonica* in den Markstrahlen der Rinde Steinzellen und Steinzellengruppen oder sah sogar das ganze Gewebe sklerosiert²⁾. Auch die Bildung von Lederkork, wie es von *Cytisus* her bekannt ist und anomalerweise bei einem japanischen Zwergahorn gefunden wurde, gehört wohl in diesen Zusammenhang.

Bei der Untersuchung von Gallen, die von Inquilinen besiedelt worden sind, fällt die Entstehung mehr oder minder dickwandiger Zellen im zartwandigen Grundgewebe auf: in der Nähe des fremden Organismus und des zu ihm führenden Stichkanals bilden sich (Beobachtungen an den Gallen der *Dryophanta folii*) zuweilen ansehnliche Lagen von Steinzellen, indem die Zellen der Wirtsgalle zum Teil ohne Wachstums- oder Teilungsveränderungen ihre Wände nach Steinzellenart verdicken. Auch bei „Mischgallen“³⁾ anderer Art treten analoge Veränderungen auf. Vielleicht gehört hierher auch der Prozeß sekundärer Steinzellenbildung, der nach WEIDEL die letzten Entwicklungsstadien mancher Zynipidengallen kennzeichnet⁴⁾.

Die Frage, ob eine Pflanzenzelle früher gebildete Membranverdickungen anomalerweise wieder abbauen und im regressiven Sinne die Eigentümlichkeiten ihrer Zellwand verändern, und ob solcher Abbau auch ohne gleichzeitiges Wachstum und nachfolgender Teilung möglich ist, bedarf näherer Prüfung. Die Beobachtungen SCHILLINGS (s. u. p. 308) lassen annehmen, daß der Vorgang weit verbreitet ist⁵⁾.

Veränderungen im chemischen Charakter der Zellenwände sind häufig. Ich beschränke mich darauf, an die Sklerose alternden Gewebes

1) KÜSTER, Botan. Betracht. üb. Alter u. Tod, 1921.

2) RICHTER, OSW., Z. Anat. japan. Zwergbäumchen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1918, **127**, Abt. I, 427).

3) KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 317.

4) WEIDEL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Zynipidengallen der Eiche (Flora 1911, **102**, 279).

5) Der Abbau der Reservezellulosen bleibt hier außer Betracht.

zu erinnern, bei welcher Verholzung Hand in Hand mit Membranverdickung geht oder ohne nennenswertes Membrandickenwachstum sich abspielt, ferner an die Prozesse der Metakutisierung, von welchen bei Behandlung der Wundgewebe die Rede war (s. o.). Imprägnierung der Membranen mit Wundgummi macht sie, wie wir hörten, verholzten Membranen ähnlich. Dieselben Änderungen in der mikrochemischen Reaktion werden auch nach Infektion durch Parasiten beobachtet (s. o.). —

SAUVAGEAU gibt an, daß bei Wasserpflanzen (*Potamogeton* u. a.) nach Füllung der Interzellularräume mit Wasser die den Luftgang auskleidenden Zellen verkorken¹⁾.

Auf die mannigfaltigen Änderungen im Aussehen der Membran absterbender und toter Zellen kommen wir später kurz zurück.

3. Wachstumsanomalien.

Abnorm kann die Wachstumstätigkeit einer Pflanzenzelle in mehr als einer Hinsicht sein. Der erste der nachfolgenden Abschnitte wird zu untersuchen haben, wie eine abnorme Lokalisation des Wachstums sich äußern kann. Eine solche wird weniger die Größe als die Form einer Zelle bestimmen. Alle Wachstumsanomalien, die durch eine abnorme Lokalisation des Wachstums zustande kommen, können als qualitative bezeichnet werden.

Quantitative Wachstumsanomalien sind diejenigen, bei welchen das Volumen der Zellen über das Normale hinaus sich vergrößert, und bei welchen weniger der Formenwechsel als eine sehr beträchtliche Volumenzunahme das auffälligste Kennzeichen der Anomalie abgibt; von ihnen wird im zweiten Abschnitt zu sprechen sein.

Daß zwischen quantitativen und qualitativen Wachstumsanomalien sich in vielen Fällen keine scharfe Grenze ziehen läßt und daß z. B. überall da, wo Zellen, die ihre Normalgröße erreicht haben, an eng umgrenzter Stelle das Wachstum fortsetzen, Gebilde entstehen müssen, die mit gleichem Rechte in dem einen wie dem andern Abschnitt behandelt werden könnten, versteht sich von selbst. Gleichwohl dürfte es zweckmäßig sein, an der vorgeschlagenen Stoffteilung festzuhalten.

Die Erörterungen über das gleitende und infiltrierende Wachstum schließlich sollen die Beziehungen wachsender Zellen zu ihrer Nachbarschaft klarlegen.

a) Qualitative Wachstumsanomalien.

Abnorme Verteilung der Wachstumstätigkeit und ihre Wirkungen auf die Zellenformen werden sich dann besonders leicht wahrnehmen lassen, wenn die normal sich entwickelnde Zelle durch strenge Innehaltung bestimmter Wachstumslokalisationen ihre Form zu bekommen pflegt.

Das gilt in erster Linie für die durch Spitzenwachstum sich ver-

1) SAUVAGEAU, S. les feuilles de quelques monocotyl. aquatiques, Thèse, Paris 1891, 181. — Der Aufenthalt im Wasser ist der Verholzung im allgemeinen nicht günstig; andererseits wird angegeben, daß sich im Wasser lebende Wurzeln (*Acer platanoides* u. a.) von normal sich entwickelnden durch Verholzung des zentralen markähnlichen Gewebes und der Markstrahlen unterscheiden (BONDOIS, Contrib. à l'étude de l'infl. du milieu aquatique sur les racines des arbres, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 9, 1913, 18, 1).

größeren Gebilde, wie die Wurzelhaare, Pollenschläuche, Siphoneen oder Pilzhypen. Der Einfluß äußerer Bedingungen auf die Ausdehnung und die Lage der wachsenden Membranareale ist im Experiment leicht zu prüfen.

Wie sich beim Spitzenwachstum der genannten Zellenformen die Oberflächeneinheiten der äußersten halbkugeligen Membrankuppe verhalten, hat REINHARDT mit nebenstehendem Schema (Fig. 196) deutlich gemacht¹⁾: am Wachstum nehmen nur diejenigen Membranpartien teil, welche dem halbkugelförmigen Zellenende angehören, und zwar um so intensiver, je näher sie der äußersten Spitze der Membrankuppe liegen. Teilchen *c* wird nach *c'*, *d* nach *d'* verschoben; die Strecke *c d* wächst zu der erheblich größeren *c' d'* heran, während gleich lange Zonen bei *a* oder *b* nur ganz geringen Zuwachs erfahren. Werden die Regulationen, welche die Wachstumsintensität der verschiedenen Membranzonen in der angeführten Weise regeln, durch irgendwelche Eingriffe gestört, so resultieren nicht zylindrische Gebilde, wie beim normalen Fortgang der Ontogenese, sondern allerhand unregelmäßige Formen: wenn ebenso stark wie die an der äußersten Kuppe bei *c* oder *d* liegenden Membranpartien auch die basalwärts folgenden Zonen sich am Flächenwachstum beteiligen, so entstehen „Aufreibungen“; ist andererseits das Wachstumsintensitätsgefälle von *d* bis *a* steiler als unter normalen Bedingungen, oder zeigen sich überhaupt ausschließlich die an der äußersten Kuppe liegenden Teile zum Wachstum befähigt, so resultieren „Einschnürungen“. Diese und jene können miteinander an der nämlichen Zelle in mannigfaltigster Weise wechseln. Davon kann man sich bei Kultur und Beobachtung von Keimlingswurzeln (Wurzelhaaren), Pollenschläuchen usw. jederzeit leicht überzeugen (Fig. 197). Schwankungen der Temperatur, Änderungen des osmotischen Druckes im umgebenden Medium sowie Behandlung mit Giften geben die gleichen oder doch ganz ähnliche Resultate²⁾.

Mit den angeführten Formanomalien sind aber die Wirkungen der genannten Mittel auf

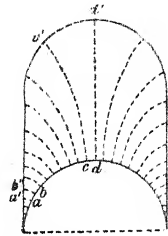


Fig. 196.
Schemades Spitzenwachstums einer Pilzhyphe. Erklärung im Text. Nach REINHARDT.

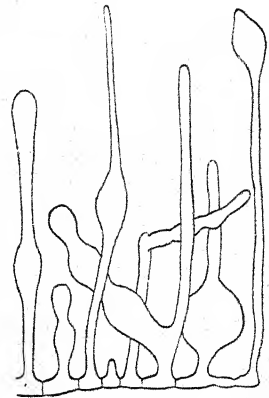


Fig. 197.
Wachstumsanomalie. Abnormes Wachstum der Wurzelhaare von Senfkeimlingen nach Behandlung mit sehr verdünnter Sublimatlösung.

1) REINHARDT, Das Wachstum der Pilzhypen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, **23**, 557); Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran (Festschr. f. SCHWENDENER 1899, 425).

2) Über Wurzelhaare vgl. z. B. SCHWARZ, Die Wurzelhaare d. Pfl. (Tübinger Unters. 1882, **1**, H. 2, 135); WORTMANN, Beitr. z. Phys. d. Wachstums (Bot. Zeitg. 1889, **47**, 283); STIEHR, Üb. d. Verhalten d. Wurzelhärcchen gegen Lösungen; DISS., Kiel 1903; COUPIN, Sur la cytol. et la tétatol. des poils absorbants (Rev. gén. de bot. 1909, **21**, 63). — Über Pilzhypen REINHARDT a. a. O. 1892. — Über Pollenschläuche TOMASCHEK, Eigentüml. Umbildung d. Pollens (Bull. soc. imp. nat. Moscou 1871, **2**); ACQUA, Contrib. alla conosc. delle cell. vegetali (Malpighia 1891, **5**, 3); COUPIN, Germi-nations tétatol. des grains de pollen (Rev. gén. de bot. 1907, **19**, 226). WALDERDORFF, M., Üb. Kultur v. Pollenschläuchen usw. (Botan. Arch. 1924, **6**, 84; verzweigte Schläuche usw.).

die Gestaltungstätigkeit wachsender Wurzelhaare usw. noch nicht erschöpft: „bei noch weitgehenderen Störungen plattet sich“ — wie REINHARDT schildert — „die Kugel vorn ab, das Wachstum an der Spitze erlischt zuerst, während die nach den Längsseiten zu liegenden Teile noch weiter wachsen und die ruhende Spitze wie ein Ringwall überragen, bis auch hier das Wachstum zum Stillstand kommt. Das weitere Wachstum, oft schon nach wenigen Minuten, wird nicht von der Spitze, sondern von einzelnen Punkten des Ringwalles wieder aufgenommen durch Hervorsprossungen, welche ihrerseits durch Spitzenwachstum zu Hyphen auswachsen“. So entstehen verzweigte Formen an Stelle der beim normalen Verlauf der Dinge stets unverzweigten.

Die Formen, welche experimentell an Wurzelhaaren usw. sich erzielen lassen, sind dieselben, wie jene, die wir nach Infektion der mit Spitzenwachstum sich verlängernden Gebilde durch irgendwelche tierische oder pflanzliche Parasiten entstehen

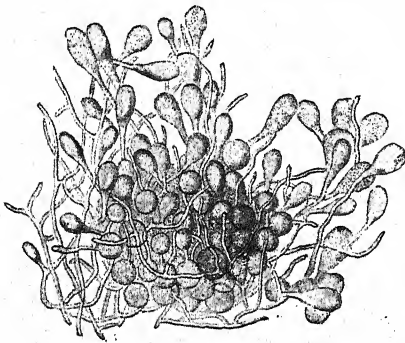


Fig. 198.

Wachstumsanomalie. „Kohlrabi-häufchen“ von *Rozites gongylophora* aus den Pilzgärten der südbrasilianischen *Atta*-Arten. Nach MÖLLER.

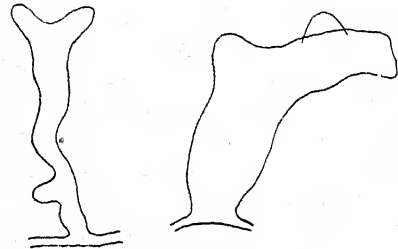


Fig. 199.

Wachstumsanomalien. *Notommata*-Gallen auf *Vaucheria*. Nach ROTHERT.

sehen¹⁾; auch die kugeligen Anschwellungen, die das sterile Myzel der von den Schleppameisen (*Atta*) kultivierten Basidiomyzeten *Rozites gongy-*

1) Über Deformationen von Rhizoiden und Wurzelhaaren: MAGNUS, P., Üb. *Chytridium tumefaciens* n. sp. in d. Wurzelhaaren v. *Ceramium flabelligerum* und *acanthonotum* usw. (Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Fr. Berlin 1872, 87); GÖBEL, Morph. u. biol. Studien (Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1888, 7, 77); GÖBEL, Archegoniatenstudien I (Flora 1892, 76, 106; Beobachtungen an *Polypodium obliquatum* und *Trichomanes rigidum*); MARCHAND, Sur une nostochinée parasite (Bull. Soc. Bot. France 1879, 26, 336; Beobachtungen an infizierten Moosrhizoiden, bes. *Riccia*); NĚMEC, Die Mykorrhiza einiger Lebermoose (Ber. d. D. bot. Ges. 1899, 17, 311; Beobachtungen an *Calypogeia*); BORZI, *Rhizomyxa*, nuovo Ficomicete (Messina 1884; Schwellungen an den Wurzelhaaren vieler Monokotylen und Dikotylen nach Infektion mit *Rh. hypogaea*). RIGG, G. B., The effect of some puget sound bog waters on the root hairs of *Tradescantia* (Bot. Gaz. 1919, 55, 314). — Über Deformationen von Pilzhypen: CORNU, Monogr. d. Saprolegniées (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 5, 1872, 5, 145); A. FISCHER in RABENHORSTS Kryptogamenflora 1892, 1, 4, 34, 37 u. a. O.; ZOPF, Zur Kenntnis der Phykomyzeten (Nova Acta Acad. Leop. 1884, 47, 168, 173 u. a. O.); RACIBORSKI, Pflanzenpathologisches aus Java (Zeitschr. f. Pflanzen-Krankh. 1898, 8, 195; die sog. Konidien des *Bactridium flavum* sind enorm vergrößerte Zellen einer unbekannten Pilzwirtspflanze [*Peziza*?], in der ein amöbenähnlicher [*Rozella*?, *Woronina*?] Parasit lebt); ORBAN, GR., Unters. üb. d. Sexualität v. *Phycomyces nitens* (Beih. z. Botan. Zentralbl., Abt. I, 1919, 36, 1, 12). WALDERDORFF a. a. O. 1924.

lophora zu den von MÖLLER¹⁾ beschriebenen „Kohlrabihäufchen“ werden lassen (Fig. 198), und die an *Vaucheria*-Fäden auftretenden Gallen der *Notommata Werneckii*²⁾ (Fig. 199) sind ebensogut in diesem Zusammenhang zu erwähnen wie die mannigfaltigen Abweichungen der Erineumhaare (s. o. p. 195 und Fig. 134 und 154) von der Zylinderform (Fig. 153), die mit allen Einzelheiten das wiederholen, was wir in kleinem Maßstab an den unter dem Deckglas wachsenden Pilzhypen und Wurzelhaaren studieren können. In allen Fällen beruhen die Anomalien des Spitzenwachstums in den Wirkungen der am normalen Wachstumszentrum sich betätigenden Wachstumsenergien, auf dem Erlöschen der Tätigkeit normaler Wachstumszentren oder auf der Neubildung eines oder mehrerer Wachstumsherde.

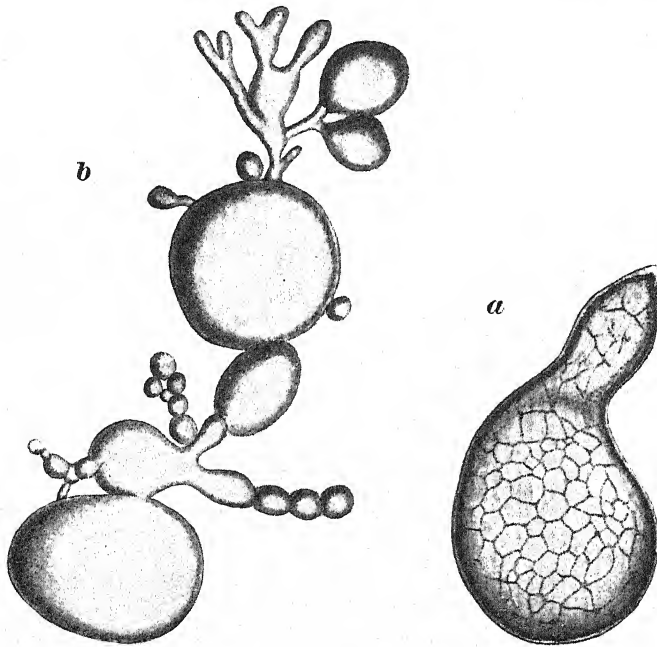


Fig. 200.

Wachstumsanomalien. Bildung der sog. Kugelhefe. *a* *Mucor spinosus* (in 0,5 % Zitronensäure und Zuckerammoniumnitrat nach 8 Tagen). *b* *M. racemosus* (14tägige Kultur in 4% Glukose, 0,7 % Ammoniumnitrat und 8,2% Chlornatrium). Nach RITTER.

Einen extremen Fall aus derselben Reihe von Erscheinungen bedeutet die Entstehung der Kugelhefe. KLEBS³⁾ und RITTER⁴⁾ haben festgestellt, daß die Sporen von *Mucor spinosus* und *M. racemosus* in Lösungen von

1) MÖLLER, A., Die Pilzgärten einiger südamerikan. Ameisen, 1893 (SCHIMPERS Mitteil. a. d. Tropen, 4).

2) ROTHERT, Üb. Gallen d. Rotatorie *Notommata Werneckii* auf *Vaucheria Walzi* n. sp. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, 29, 525).

3) KLEBS, D. Beding. d. Fortpfl. bei einigen Algen u. Pilzen, Jena 1896, 512 ff.

4) RITTER, Üb. Kugelhefe u. Riesenzellen bei einigen Mukorazeen (Ber. d. D. bot. Ges. 1907, 25, 255); Die giftige u. formative Wirkung der Säuren auf die Mukorazeen usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, 52, 351; dort weitere Literaturangaben); vgl. auch BURGEFF, Unters. üb. Variabilität, Sexualität u. Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* KUNZE (Flora 1915, 107, 259, 285).

organischen und anorganischen Säuren, welche Ammoniumnitrat oder -chlorid enthalten, zu ansehnlichen (bis 800 μ Durchmesser) Kugeln heranwachsen, und daß solche auch an normal entwickelten Hyphen entstehen können (vgl. Fig. 200).

Ähnliche Anschwellungen entstehen nach RACIBORSKI¹⁾ an *Aspergillus* unter dem Einfluß von Jod, nach WEHMER²⁾ unter dem Einfluß von Säuren. —

Bei den von REINHARDT beschriebenen Ringwallformen und Verzweigungen entstehen zwar neue kugelformige Wachstumsherde; diese leiten sich jedoch wohl noch unmittelbar von den bereits vorhandenen noch tätigen Zentren ab, so daß von einer ontogenetischen Kontinuität der zu Flächenwachstum befähigten Membranareale gesprochen werden kann. Auch an alten, längst ausgewachsenen Teilen der Zelle kann aber anomale Wachstumsbetätigung sich regen.

Größliche mechanische Insulte, durch welche wachsenden Pilzhypen u. a. die Spitzen genommen werden, oder die Einwirkung irgendwelcher Faktoren, die das Wachstum der Spitzen für immer erlöschen lassen, schließen die Wiederaufnahme des Wachstums seitens der geschädigten Zelle keineswegs aus. Vielmehr sehen wir, daß unterhalb der Spitze oder der vernarbten (s. o. p. 160 ff.) Wundstelle sich neue Wachstumsherde bilden können. Diese Veränderung betrifft bei den zu reichlicher Verzweigung befähigten Pilzhypen freilich Stellen, die auch unter normalen Bedingungen und auch bei normalem Fortgang des Spitzenwachstums zu solchen hätten werden können. In anderen Fällen sehen wir aber Verzweigungen entstehen, die in der normalen Ontogenese niemals zur Beobachtung gekommen wären. Die Zellen der *Spirogyra* und ähnlicher Objekte wachsen während der vegetativen Phase ihres Daseins bekanntlich nur durch Streckung der Zylinderflächen in longitudinaler Richtung; unter abnormen Einflüssen kommt es gelegentlich zu seitlichen Ausstülpungen, zu Verzweigungen. MIEHE plasmolysierte die Fäden einer marinen *Cladophora*-sp. und sah nach Rückkehr des Materials in Lösungen

von normalem osmotischen Drucke an den basalen Enden der Zellen rhizoidartige Seitenzweige entstehen³⁾. Durch Druck konnte KÖHLER⁴⁾ an den Fruchthyphen von *Phycomyces nitens* Zweigbüschel entstehen lassen (Fig. 201).

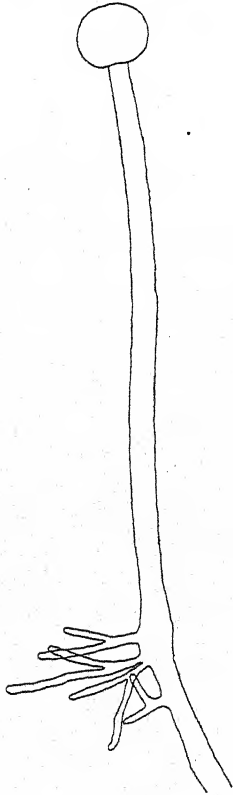


Fig. 201.

Wachstumsanomalien. Verzweigung der Fruchthyph von *Phycomyces nitens* unter dem Einfluß von mechanischem Druck. Nach KÖHLER.

1) RACIBORSKI, Einige Chemomorphosen des *Aspergillus niger* (Bull. acad. sc. Cracovie déc. 1905 [1906]).

2) WEHMER, Übergang älterer Vegetationen v. *Aspergillus fumigatus* in „Riesenzellen“ unter Wirkung angehäufter Säure (Ber. d. D. bot. Ges. 1913, **31**, 257).

3) MIEHE, Wachstum, Regeneration u. Polarität isolierter Zellen (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, **23**, 257).

4) KÖHLER, Beitr. z. Kenntnis d. Reproduktions- u. Regenerationsvorgänge bei Pilzen usw. (Flora 1907, **97**, 216).

Das vegetative Austreiben der Progameten von *Phycomyces* bringt vergleichbare Formen zustande¹⁾. Unregelmäßig verzweigte Kopulations-schläuche (*Spirogyra*) beobachtete HABERLANDT²⁾.

Von den verzweigten Riesenzellen, welche *Urophlyctis leproides* (auf *Beta vulgaris*) entstehen läßt, wird später (p. 318) die Rede sein. —

In den zuletzt genannten Fällen kamen Formanomalien stets dadurch zustande, daß lokale Förderung des Wachstums der Zellhaut erfolgte. Natürlich können abnorme Zellenformen auch durch lokale Hemmung des Flächenwachstums entstehen.

Bei *Oedogonium* können z. B., wie v. WISELINGH mitteilt, knieförmig verbogene Zellenformen zustande kommen, wenn das Wachstum an einer Flanke stehen bleibt oder nur schwächer als an der gegenüberliegenden sich betätigt³⁾.

Lokale Hemmungen des Wachstums führen zu Biegungen einer Hyphenspitze, eines Pollenschlauchs; geht die lokale Hemmung von einem zylindrischen Fremdkörper aus, so kann die von den Berührungen bewirkte Hemmung zu schlingenden Wachstumsbewegungen führen und der wachsenden Zelle Schraubenformen aufnötigen. Inwieweit die hierbei wirksamen Reize mit den von STARK namentlich an etiolierten Keimlingen studierten Thigmotropismen vergleichbar sind, bedarf näherer Untersuchung⁴⁾. Wie Pilzhyphe können auch Siphoneneinfäden (Aquariumkulturen von *Udotea*, *Bryopsis* u. a.) fremde Algen und andere Körper schraubig umschlingen.

Dieselben schraubigen Formanomalien, die an zahlreiche aus der Normalanatomie der Pilze bekannte Gebilde erinnern, kommen auch ohne Berührungseize und ohne anderen ersichtlichen, lokal wirkenden Angriff der Außenwelt zustande (schraubige „Keulen“ oder Pseudophoren bei *Phycomyces*⁵⁾, korkzieherähnlich wachsende Pollenschläuche u. a. m.).

Um ähnliche „rankende“ Zellen oder Zellenfäden handelt es sich wohl auch bei den von FIRTSCH⁶⁾ beschriebenen Kalyptrahaaren des *Polytrichum* u. v. a.

Die Involutionsformen der Bakterien gehören ebenfalls in diesen Zusammenhang: sie unterscheiden sich von den normalen Formen nicht nur durch die Auftreibungen und Verengungen, von welchen oben die Rede war, sondern besonders auffällig auch durch das Auftreten von Verzweigungen, Y-artigen Zellen usw. (Fig. 202); sie unterscheiden sich andererseits von

1) ORBAN, a. a. O. 1919, 16, Fig. 8.

2) HABERLANDT, Z. Kenntnis d. Konjugation bei *Spirogyra* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1890, 99, Abt. I, 390, Fig. 6). — Über Verzweigungen und Rhizoidbildung bei Konjugation vgl. ferner PASCHER, Üb. auffallende Rhizoid- u. Zweigbildungen bei einer *Mougeotia*-Art (Flora 1907, 97, 107; dort auch einige weitere Literaturangaben).

3) WISELINGH, Üb. d. Ring u. d. Zellwand bei *Oedogonium* (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. I, 1908, 23, 157, 178).

4) STARK, P., Exper. Unters. üb. d. Wesen u. d. Verbreitung d. Kontaktreizbarkeit (Jahrb. f. wiss. Bot. 1917, 57, 189). — SEIDEL, K., Unters. üb. d. Wachst. u. d. Reizbarkeit d. Wurzelhaare (Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, 63, 501); nach SEIDEL sind alle Formanomalien ohne Thigmotropismus aus der Plastizität der Wurzelhaarspitzen zu erklären.

5) ORBAN, GR., Unters. üb. d. Sexual. v. *Phycomyces nitens* (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. I, 1919, 36, 1, 21).

6) FIRTSCH, G., Üb. einige mechan. Einrichtungen im anat. Bau v. *Polytrichum juniperinum* WILLD. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1883, 1, 83, Tab. II, Fig. 27, 28, 29); vgl. ferner die von MIEHE beschriebenen Algenfäden (*Cladophora* s. u, Fig. 253).

den bisher behandelten Wachstumsanomalien insofern, als bei der Bildung von Involutionsformen Zellen zustande kommen, deren Volumen das der normalen Zellen viele Male übertrifft.

Algenzellen, die durch unregelmäßige Form und Neigung zur Zweigbildung auffielen, beobachteten beispielsweise AF KLERCKER, MATRUCHOT und MOLLIARD an *Stichococcus*, KRÜGER an *Chlorothecium saccharophilum*, BEYERINCK an *Scenedesmus acutus* usw.¹⁾ Auch die Riesenalgenzellen, die unter der Einwirkung von Pilzhypen bei der Flechtenbildung entstehen können, darf ich hier nennen²⁾. Was für Mißformen bei den charakteristisch gegliederten *Ceratium*-Arten entstehen können, haben HUBER und NIPKOW³⁾ durch zahlreiche Experimente⁴⁾ gezeigt (vgl. Fig. 203).

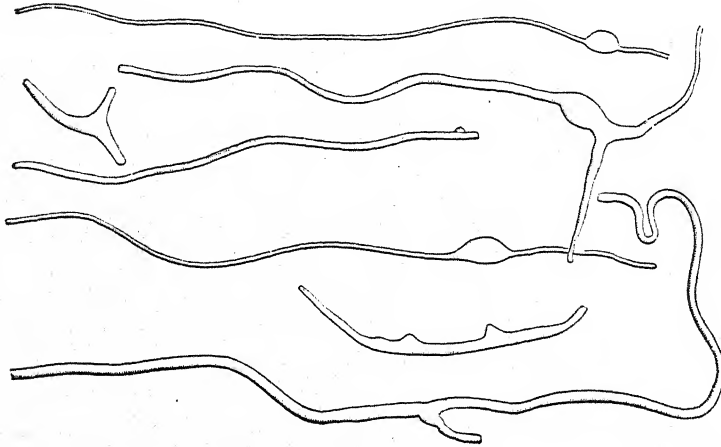


Fig. 202.

Involutionsformen: abnorm große Bakterienzellen mit Auftreibungen und Verzweigungen (*Bacterium pasteurianum*). Nach HANSEN.

1) AF KLERCKER, ÜB. zwei Wasserformen v. *Stichococcus* (Flora 1896, **82**, 90); MATRUCHOT & MOLLIARD, Variations de struct. d'une algue verte sous l'infl. du milieu nutritif (Rev. gén. de Bot. 1902, **14**, 113); KRÜGER, W., Kurze Charakteristik einiger niederen Organismen im Saftflusse der Laubbäume (Hedwigia 1894, **33**, 241); BEYERINCK, Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien u. and. niederen Organismen (Bot. Zeitg. 1890, **48**, 724); vgl. auch RICHTER, ÜB. d. Anpassung d. Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen (Flora 1892, **75**, 4); MIQUEL, Recherches expérim. sur la phys., morph. et pathol. des Diatomées (Ibid., 49). Letzterer erhielt abnorme Formen in älteren erschöpften Kulturen, besonders wenn sie mit anderen Algen (*Scenedesmus* u. a.) verunreinigt waren.

2) STAHL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten 1877, H. 2; vgl. auch LAGERHEIM, Über eine durch die Einwirkung von Pilzhypen entstehende Varietät von *Stichococcus bacillaris* NAEG. (Flora 1888, **71**, 61); BONNIER (Germination d. lichens s. l. protonémas d. mousses, Rev. gén. de Bot. 1899, **1**, 165) erhielt unregelmäßige, geschwollene Zellenformen an den von Pilzen besiedelten Moosprotonemapflänzchen.

3) HUBER & NIPKOW, Experim. Unters. üb. Entwickl. u. Formbildung v. *Ceratium hirundinella* O. F. MÜLLER (Flora 1923, **116**, 114, 142).

4) Im übrigen sind wir den in ihrer Form zuweilen bemerkenswert wandelbaren Planktonorganismen gegenüber bisher leider auf Beschreibung gelegentlicher Funde angewiesen. Mißformen bei Diatomeen beschrieben z. B. LOCKWOOD (Formes anormales chez les Diat. cultivées artificiellement) (Arch. Microsc. **10**, 5) und BRUTSCHY, A. (Mißbildungen an Diat., Mikrokosmos 1923/24, **17**, 21), für Desmidiaceen KLEBS (*Cosmarium*, Beitr. z. Physiol. d. Pflanzenzelle, Tübingen Unters. 1888, **2**, 489, Tab. VI, Fig. 13) und namentlich ANDRESEN (*Cosmarium*, *Closterium*; Beitr. z. Kenntn. d. Physiol. d. Desmidiaceen, Flora 1909, **99**, 1) usw.

„Involutionsformen“ an Hefen sind schon wiederholt beschrieben worden; wurstförmige und gelappte Sporen erntete SCHOSTAKOWITSCH¹⁾ von *Mucor proliferus*.

Die in den Organen der höheren Pflanzen vereinigten Zellenformen zeigen analoge Form- und Größenabweichungen von der Form nur selten. Wir wissen nicht, welcher Art die Korrelationen sind, die unter normalen Verhältnissen die Bastfasern, die Tracheiden eines Organs usw. immer nach gleichen Maßen sich gestalten lassen, und ebensowenig ist bekannt, welche Änderungen in den normalen Korrelationen zu Formanomalien Anlaß geben. Daß abnorme Raumverhältnisse eine große Rolle spielen und Lockerungen und Zerklüftungen im Gewebeverband den Anlaß zu anomalen Wachstums- und Gestaltungsprozessen geben können oder zum mindesten die Gestaltungsprozesse, die einem durch irgendwelche Faktoren angeregten Wachstum folgen, modellieren helfen, halte ich für sicher. Bei Bastfasern aller Art sind „Gabelfasern“ nicht selten, d. h. solche, die an einem ihrer Pole mit zwei Spitzen enden; wie SCHILLING zeigen konnte²⁾, ruft Knickung der Stengel die abenteuerlichsten Zellenformen bei den Bastfasern von *Cannabis sativa* binnen wenigen Tagen hervor (Fig. 204). Über verzweigte Tracheiden hatten MÜLLER³⁾ u. a. berichtet.

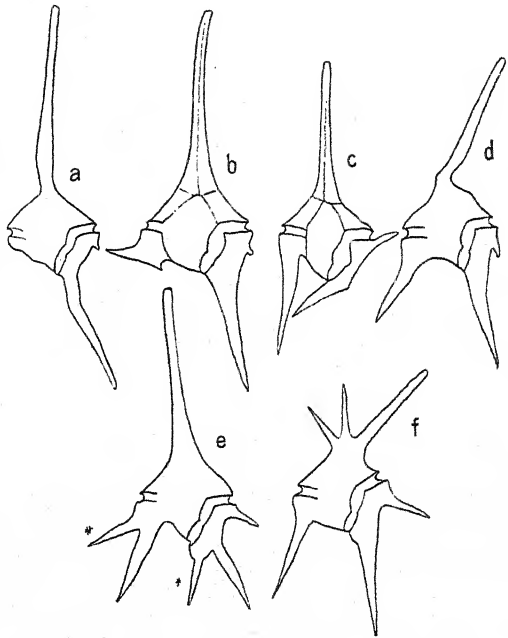


Fig. 203.

Mißformen von *Ceratium hirundinella*, nach Kultur bei 23–26° C. Nach HUBER & NIPKOW.

Weiterhin sind die reich verzweigten Zellen zu erwähnen, die VÖCHTING in den pathologischen Neubildungen höherer Pflanzen gefunden hat⁴⁾; sie ähneln den Spikularzellen normaler Gewebe, übertreffen sie aber oft durch den Reichtum ihrer Gestaltung. Fig. 205 zeigt verschiedenartige dickwandige Elemente aus abnormen Gewebsneubildungen der Sonnenrose und des Kohlrabi. Gestaltbestimmend wirken auch hier wohl in erster Linie

1) SCHOSTAKOWITSCH, Einige Versuche über die Abhängigkeit des *M. prol.* von der äußeren Bedingung (Flora 1897, **34**, 88).

2) SCHILLING, E., Zur Morphol., Physiol. u. diagnost. Bewertung d. Bastfasern von *Cannabis sativa* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1923, **41**, 121).

3) MÜLLER, C., Üb. d. Balken in den Holzelementen der Koniferen (Ber. d. D. bot. Ges. 1890, **8**, [17], Tab. XIV, Fig. 7).

4) VÖCHTING, Über Transplantationen am Pflanzenkörper, Tübingen 1892; Zur Physiol. d. Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 1); Unters. zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers, Tübingen 1908, 71, 191 u. a. O.

mechanische Faktoren, indem die abenteuerlich gestalteten Fortsätze der Zellen in die zwischen benachbarten Zellen liegenden Fugen wachsen, den Thyllen vergleichbar, die nur an denjenigen, eng umschriebenen Teilen Flächenwachstum betätigen, an welchen die Tüpfel der benachbarten Gefäße eine Ausdehnung gestatten. —

Komplizierter liegen die ursächlichen Verhältnisse wohl bei denjenigen Bastfasern, die nach Knickung der Stengel zu glocken- oder spindelartigen

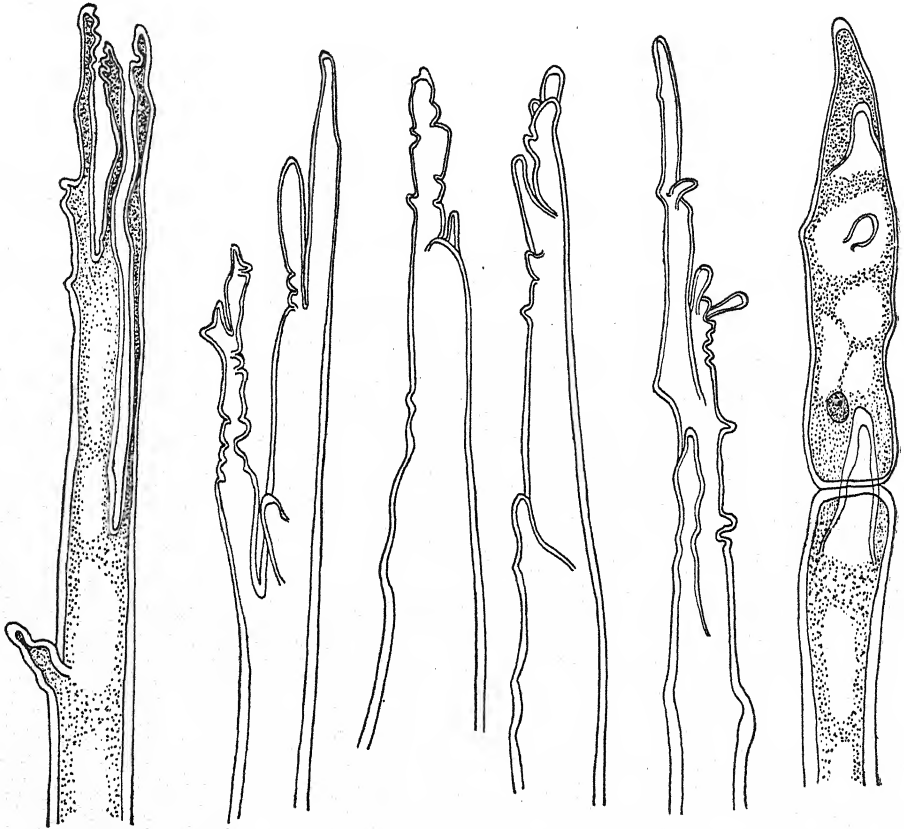


Fig. 204.

Abnorme Verzweigungen an den Bastfasern von *Cannabis sativa*, 10 Tage nach der Knickung der Stengel. Nach SCHILLING.

Erweiterungen auswachsen. Nachdem KRABBE und HABERLANDT sich mit den „Ausbauchungen“ der Bastzellen der Asklepiadazeen usw. beschäftigt, HERZOG und TAMMES mit besonderer Berücksichtigung des Leins dieselben Gebilde geprüft hatten, fand SCHILLING, daß sie sich durch Stengelbrechen bei *Linum*, *Urtica*, *Parietaria*, *Cannabis* u. a. leicht erzeugen lassen (vgl. Fig. 206)¹⁾.

1) KRABBE, Beitr. z. Kenntnis d. Struktur u. d. Wachstums vegetab. Zellhäute (Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, **18**, 346, 380); HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanat., 6. Aufl. 1924, 142, Fig. 47; HERZOG, Üb. d. Bastzellen aus d. Hypokotyl. d. Flachspflanze (Ztschr. f. Farben- u. Textilindustrie, 1904, **3**, 377, 382). TAMMES, Der Flachsstengel, Haarlem 1907, 229, Taf. III, VI. SCHILLING, Üb. d. lokalen Anschwellungen d. Bastfasern, (Ber. d. D. Bot. Ges. 1921, **39**, 379).

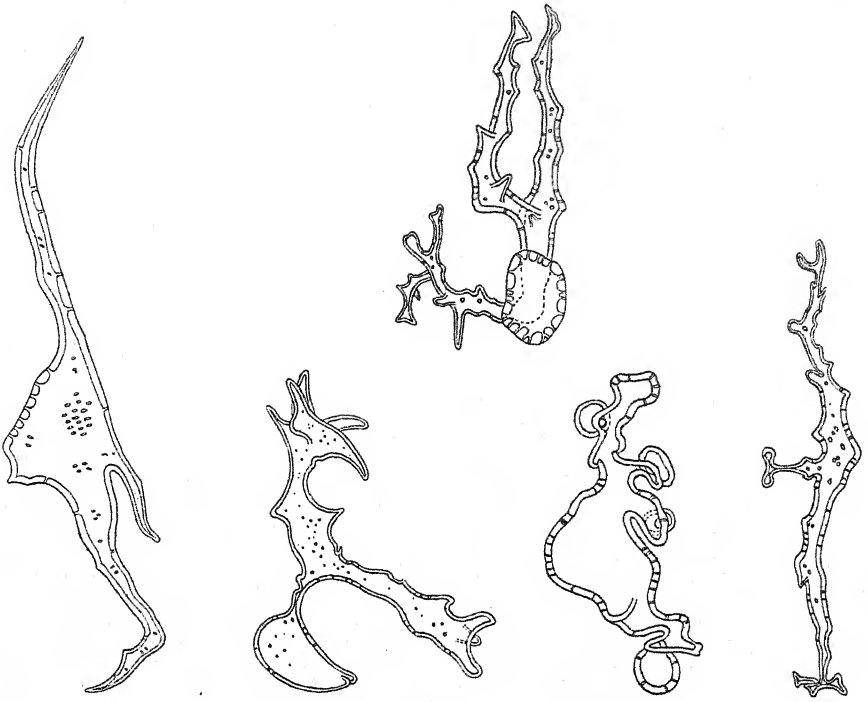


Fig. 205.

Wachstumsanomalien. Verzweigte Steinzellen und andere dickwandige Elemente aus Gewebsneubildungen des Kohlrabi; bei einigen ist noch die ursprüngliche Parenchymform der Zellen erkennbar. Nach VÖCHTING.

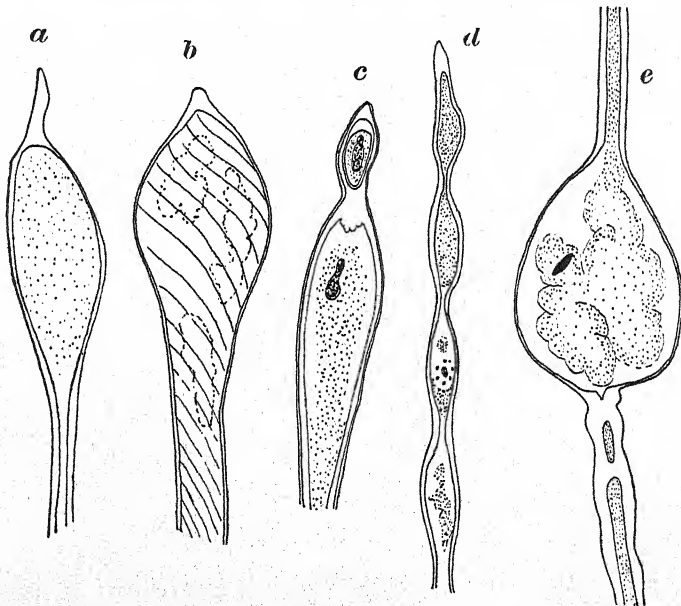


Fig. 206.

Ausbauchungen an Bastfasern: *Urtica dioica*; *a* und *b* terminale Anschwellungen, *c* interkalare, *d* periodische; bei *c* und *e* Einkapselung von Plasma. Nach SCHILLING.

Mit den von VÖCHTING beobachteten verzweigten Zellen, wie mit SCHILLINGS Fasern, haben wir wiederum Wachstumsanomalien geschildert, die nicht nur als qualitative, sondern auch als quantitative zu gelten haben, da bei ihnen die wachsenden Zellen ein abnorm großes Volumen erreichen. —

b) Quantitative Wachstumsanomalien.

Wenn irgendwelche Zellen zu abnorm gesteigertem Wachstum angeregt werden, sprechen wir von Hypertrophie¹⁾; diese führt zu abnorm großen Zellen, die freilich keineswegs immer in ihrer Größe erhalten bleiben, da dem abnormen Wachstum in der Mehrzahl der Fälle Teilungen folgen; alle Hypertrophien stellen quantitative Wachstumsanomalien dar, die sich natürlich mit den bereits erörterten qualitativen in der mannigfaltigsten Weise kombinieren können. Es mag gestattet sein, mit dem Terminus Hypertrophie sowohl den Vorgang des abnormen Wachstums, als das Produkt — die abnorm vergrößerten Zellen — zu bezeichnen.

„Hypertrophie in meinem Sinne“ — sagt VIRCHOW a. a. O. — „wäre der Fall, wo einzelne Elemente eine beträchtliche Masse von Stoff in sich aufnehmen und dadurch größer werden, und wo durch die gleichzeitige Vergrößerung vieler Elemente endlich ein ganzes Organ anschwellen kann.“ Es dürfte sich empfehlen, den botanischen Objekten gegenüber die etymologische Bedeutung des Terminus, die auf ein Übermaß von Stoffzufuhr und Stoffaneignung hinweist, außer acht zu lassen und lediglich die durch Wachstum bedingte, d. h. irreversible Volumenzunahme der Zelle, soweit diese dabei über das normale Maß ihrer Größe hinauswächst, zum Kriterium zu machen. In vielen Fällen wird diese Volumenzunahme allerdings erst durch besonders reichliche Stoffzufuhr angeregt und ermöglicht, oder sie geht mit einer unter dem Mikroskop deutlich wahrnehmbaren Stoffanhäufung im Lumen der Zelle Hand in Hand; in anderen Fällen aber tritt gerade das Gegenteil ein, indem die Zelle während des abnorm gesteigerten Wachstums an Stoffen zusehends verarmt, ihr Zellkern schwindet, der Protoplasmabelag immer schwächtiger wird, und die Chromatophoren zu kleinen Granulis reduziert werden, so daß das abnorme Wachstum der Zelle sehr oft eine erhebliche Abkürzung ihrer Lebensdauer bewirkt. Man hat vorgeschlagen, zwischen meristischem (assimilierendem, embryonalem) Wachstum und dem Streckungs- oder Bewegungswachstum vegetabilischer Zellen zu unterscheiden²⁾; das meristische Wachstum wird als Resultat der Assimilationsfähigkeit des Protoplasten definiert und beruht vorzugsweise auf einem Gewinn der Zelle an lebendiger Materie; bei dem Streckungs- oder Bewegungswachstum dagegen handelt es sich vor allem um Vergrößerung des Zellsaftraumes, also um Zunahme des Wassergehalts der Zelle.

Bei der Beurteilung der durch Hypertrophie gekennzeichneten Krankheitsbilder der Pflanzen ist die Unterscheidung zwischen diesen beiden Arten des Wachstums von Bedeutung, weil gerade bei der Bildung vieler ab-

1) Vgl. VIRCHOW, Zellulärpathologie 1858, 58.

2) RACIBORSKI, Ü. Schrittwachstum d. Zelle (Bull. Acad. de Cracovie 1907, Oct., 998); KÜSTER, Aufgaben u. Ergebnisse der entwicklungsmechan. Pflanzenanat. (Progr. rei bot. 1908, 2, 455, 457 ff.). FREUND, H., D. Abhängigkeit d. Zelldimensionen v. Außenbeding., Versuche mit *Oedogonium pluviale* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1923, 41, 245).

normer Gewebe meristisches und Streckungswachstum besonders deutlich unterscheidbar werden. Dem meristischen Wachstum folgt im allgemeinen der Prozeß der Zellteilung, von dem später zu sprechen sein wird; in anderen Fällen bleiben die meristisch heranwachsenden Zellen ungeteilt, wie z. B. bei manchen durch Verwundungsreiz veranlaßten Hypertrophien (Fig. 48) oder bei den Erineumhaaren (Fig. 153, 154 u. a.), den Grundgewebsgallen des *Oligotrophus Solmsii* (auf *Viburnum lantana*, vgl. Fig. 123) u. a. m. Typisches Streckungswachstum beobachten wir sehr oft bei der Entstehung der hyperhydrischen Gewebe, deren Zellen enorm vergrößerte Zellsafträume enthalten, ferner bei dem Wachstum der in Dunkelkultur gestreckten Internodien vieler Pflanzen (Etiement, s. o. p. 40) u. ähnl.

* * *

Abnorm große Zellen haben wir schon oben nach Erörterung der Hypoplasien zu beschreiben gehabt; denn offenbar werden auch ohne abnorm gesteigertes Wachstum abnorm große Zellen schon dann zustande kommen können, wenn irgendwelche Elemente ihr Wachstum in normaler Weise fortsetzen, aber Teilung und Querwandbildung ausbleiben (s. o. p. 285 u. ff.). Es wird zuweilen schwer sein, zu entscheiden, ob abnorm große Zellen als das Produkt einer Hypertrophie im hier erörterten Sinn anzusprechen sind oder nicht. Die Unterscheidung wird leicht sein, wenn es sich um Zellen handelt, die ihre normale Maximalgröße bereits erreicht hatten und hiernach ihr Wachstum fortsetzen.

Abnorm große Zellen haben wir ferner schon bei Behandlung der qualitativen Wachstumsanomalien soeben kennen gelernt; auf eine scharfe Trennung jener von den quantitativen Anomalien darf verzichtet werden.

Im folgenden werden namentlich die Anomalien zu behandeln sein, bei welchen vor allem ein starker Volumenzuwachs das Ergebnis der pathologischen Vorgänge kennzeichnet.

Was die Verbreitung der Hypertrophien am Pflanzenkörper betrifft, so gilt vor allem der Satz, daß Zellen jeder Art — der Epidermis, des Grundgewebes, der Leitbündel, der primären und sekundären Gewebe — zu hypertrophischen Veränderungen angeregt werden können, und zwar durch die verschiedensten Agentien: durch Trauma, durch abnorm reiche Wasser- oder Nährstoffzufuhr, durch parasitäre Infektion. Nicht nur Zellen, die zur Zeit der Einwirkung der genannten Agentien noch im Wachstum begriffen sind, sondern auch diejenigen, die schon längst ihr Wachstum abgeschlossen haben und zu Anteilen des Dauergewebes geworden sind, können hypertrophieren. Das Verhalten des Marks und alter Jahresschichten der sekundären Rinden, deren Zellen durch Trauma zu ergiebigem Wachstum angeregt werden können, beweist, daß selbst eine mehrjährige Ruhezeit den Zellen die Fähigkeit zu hypertrophischem Wachstum nicht nimmt; alte Orchideenblätter bilden nach Verwundung ihre umfangreichen Kallushypertrophien, Zweige und Blätter lassen Intumeszenzen aus ihrem Dauergrundgewebe hervorsprossen u. ähnl. m.

Andererseits hat THOMAS den Satz aufgestellt, daß Gallenbildung nur möglich ist, solange der von der Infektion betroffene Pflanzenteil noch in Entwicklung begriffen ist¹⁾. Bei der großen Ähnlichkeit, welche manche

1) THOMAS, Zur Entstehung der Milbengallen u. verwandter Pflanzenauswüchse (Bot. Zeitg. 1872, 30, 284). Eine Bemerkung zu JULIUS SACHS. Physiol. Notizen,

Gallen mit den Wundgeweben aufweisen, und der ätiologischen Übereinstimmung, die sie mit den Wundgeweben verbindet, ist freilich anzunehmen, daß unter den kallusähnlichen Gallen sich auch solche finden werden, die aus Dauergewebe sich herleiten; in der Tat scheinen die von *Adelges fagi* an der Buche erzeugten Gebilde¹⁾ bereits ein Beispiel für diese Klasse von Gallen zu bringen.

Auf alle Fälle aber behält der Satz seine Gültigkeit, daß Zellen, deren Wachstum noch nicht abgeschlossen ist, durch Agentien verschiedener Art leichter zu abnormem Wachstum angeregt werden können und bei diesem sich intensiver betätigen als Dauergewebszellen; ja es ist hinzuzufügen, daß die im Wachstum begriffenen Teile eines Pflanzenkörpers untereinander je nach ihrer Altersstufe sich bestimmten Agentien gegenüber verschieden verhalten — stets zugunsten der jüngeren Stadien, indem ihre Leistungsfähigkeit die der älteren zu übertreffen pflegt. Am schönsten lassen sich diese vom Alter bedingten Unterschiede wohl bei den Regenerationsvorgängen (s. o. p. 171 ff.) und bei der Gallenbildung beobachten²⁾.

Auch diejenigen Zellen des Dauergewebes, die durch die Dicke oder durch die chemische Beschaffenheit ihrer Wände von hypertrophischen Veränderungen ausgeschlossen zu sein scheinen, können durch Tilgung jener Qualitäten wieder zum Wachstum tauglich werden. Kollenchymzellen sehen wir nach Verwundung am Aufbau der hyperhydrischen und der Kallusgewebe teilnehmen, nachdem ihre Wandverdickungen wenigstens unvollkommen resorbiert worden sind³⁾ (s. o. Fig. 34). Verholzte Wände können zwar, wie SCHELLENBERG und WARBURG gezeigt haben⁴⁾, kein Flächenwachstum erfahren; aber SCHILLING hat den Nachweis erbracht, daß verholzte Zellen sich ihrer Verholzung wieder entledigen und nach dieser „Verjüngung“ lebhaft wachsen und sich teilen können; in geknickten Flachs- und Hanfstengeln ließen die verholzten lebendigen Xylemelemente ein umfangreich wucherndes Gewebe entstehen, nachdem sich ihre Wände entweder total oder doch wenigstens an bestimmten Teilen entholzt hatten — diese sind es, die zum Flächenwachstum fähig werden⁵⁾. Mitteilungen über ähnliche Dedifferenzierungsvorgänge, die der Kallusbildung vorausgehen, hat bereits CRÜGER zusammengestellt⁶⁾; er beobachtete z. B., daß bei *Portulaca* die dicken Zelluloselagen der Zellen

den Fundamentalsatz der Zezidiologie betreffend (Ber. d. D. bot. Ges. 1898, **16**, 72). Weitere Literatur bei KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 251 ff.

1) HARTIG, Die Buchenwollaus (*Chermes fagi* KLTB.) (Untersuchungen aus dem forstbot. Inst. München 1880, **1**, 156); KÜSTER, 1. Aufl., 1903, 227; Die Gallen d. Pfl. 1911, 252.

2) Beispiele bei KÜSTER, a. a. O. 1911, 134; MAGNUS, W., Die Entstehung der Pflanzengallen, verursacht durch Hymenopteren, Jena 1914.

3) Vgl. auch SCHILLING, Üb. hypertrophische u. hyperplastische Gewebewucherungen an Sproßachsen, hervorgerufen durch Paraffine (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **55**, 177).

4) SCHELLENBERG, Beiträge zur Kenntnis der verholzten Membranen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, **29**, 237); WARBURG, O., Über den Einfluß der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhalts (Ber. d. D. bot. Ges. 1893, **11**, 425).

5) SCHILLING, Ein Beitrag z. Physiol. d. Verholzung u. d. Wundreizes (Jahrb. f. wiss. Bot. 1923 **62**, 528). — Beobachtungen über die Entholzung der in Zynipidengallen liegenden verholzten mechanischen Zellen bei WEIDEL, Beiträge z. Entwicklungsgesch. u. vergl. Anat. d. Zynipidengallen d. Eiche (Flora 1911, **102**, 279, 297).

6) CRÜGER, Einiges über die Gewebsveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge (Bot. Ztg. 1860, **18**, 369).

allmählich sich lockern und schließlich mehr oder minder vollständig verschwinden. Genauere Untersuchungen über diese Vorgänge der Zellverjüngung wären sehr erwünscht. —

Das Maß des hypertrophischen Wachstums, zu welchem die Zellen der Pflanzen gebracht werden können, schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen. Nur geringes Wachstum wird z. B. bei der Bildung vieler Pilzgallen ausgelöst: die Uredineen rufen vielfach nur bescheidene Zellvergrößerungen im Gewebe ihrer Wirte hervor. In anderen Fällen ist das hypertrophische Wachstum so energisch, daß voluminöse Neubildungen durch dasselbe veranlaßt werden. Zumeist folgen dem kräftigen Wachstum der Zellen mehr oder minder zahlreiche Teilungen; andererseits fehlt es nicht an Krankheitsbildern, die gerade durch das Auftreten abnorm großer, ungeteilt bleibender Zellen charakterisiert werden, wie viele hyperhydrische Gewebe, die in Fig. 123 oder 154 dargestellten Gallen u. a. m. Fig. 207 soll das Maß der Vergrößerung veranschaulichen, welches — hauptsächlich durch Wachstum parallel zur Oberfläche — die Zellen der Epidermis erreichen können; sie zeigt gleichzeitig, in welcher Weise isodiametrische Zellen sich zu prosenchymatisch gestreckten verwandeln können.

Die Beteiligung der verschiedenen Gewebe eines Pflanzenorganes an hypertrophischen Veränderungen ist verschieden. Im allgemeinen gilt die Regel, daß die Zellen des Grundgewebes stärker hypertrophieren und anhaltender wachsen und neue Zellen liefern können als die der Epidermis, ebenso die Zellen der Rinde stärker als die des Marks usw. Bei

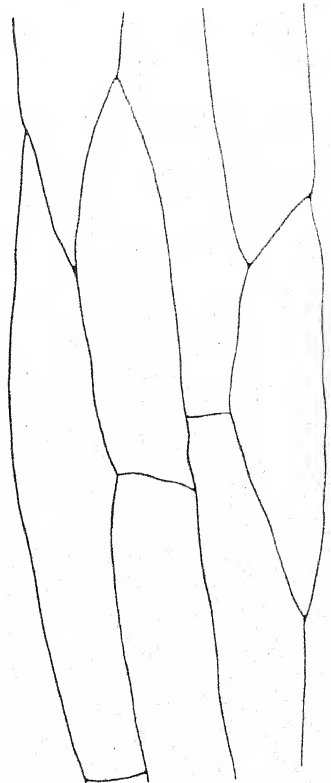
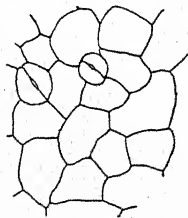


Fig. 207.

Wachstumsanomalie. Links normale Zellen der Blattepidermis von *Ampelopsis Veitchii*; rechts Epidermis einer Perldrüse desselben Blattes.

Kultur im Dunkeln, nach Infektion durch Pilze oder Tiere oder nach traumatischen Eingriffen, auch bei der Bildung mancher hyperhydrischen Gewebe usw. sehen wir zwar abnorm große Epidermiszellen zustande kommen; aber die Wachstumstätigkeit der unter ihnen liegenden Grundgewebszellen übertrifft im allgemeinen die der Epidermiszellen ganz erheblich. Eine Ausnahme machen die von *Synchytrium*-Arten oder erineum-erzeugenden Gallmilben infizierten Epidermiszellen, die zu enormen Gebilden (Fig. 151 und 154) heranwachsen können, während die ihnen anliegenden Grundgewebszellen völlig oder nahezu unverändert bleiben

(s. o. p. 189 ff.)¹⁾. Die verschiedenen Elemente, aus welchen sich die Epidermen aufbauen, beteiligen sich ihrerseits ungleich stark an hypertrophischen Veränderungen: die Schließzellen vergrößern sich nur wenig, während die neben ihnen liegenden Epidermiszellen — z. B. beim Etiollement — starkes Streckungswachstum durchmachen. Auch bei anderen, z. B. den hyperhydrischen Gewebeanomalien, erweisen sich die Schließzellen als wachstumsträge²⁾. Die verschiedenen Schichten des Grundgewebes reagieren ihrerseits ebenfalls mit ungleich starker Wachstumstätigkeit auf die sie treffenden Reize; namentlich bei der Gallenbildung ist die Überlegenheit der unteren Schichten gegenüber den oberseits gelegenen oft deutlich erkennbar. Bei der Fenstergalle des Ahorns (Dipteron auf *Acer pseudo-platanus*) fand ich die Zellen der obersten Mesophyllschicht oft unverändert, die anderen dagegen mächtig vergrößert³⁾. Ähnliches gilt für die in Fig. 125a dargestellte *Banisteria*-Galle, in der die obersten Palisaden des infizierten Blattes in normaler Verfassung gefunden werden, während die tiefer liegenden Schichten nach kräftigem Wachstum zahlreiche Zellteilungen erfahren. In vielen anderen Gallen nehmen zwar auch die obersten Mesophyllschichten am Wachstum teil, die unteren betätigen sich aber viel lebhafter als sie (vgl. Fig. 158).

Nach NĚMEC⁴⁾ können nach Infektion der Wurzeln durch *Heterodera radicicola* nur die Pleromzellen zu Riesenzellen heranwachsen (Fig. 210b); stößt die Mundöffnung des Parasiten an Perikambiumzellen, so bleiben diese von der Hypertrophie ausgeschlossen.

Ist die Wachstumsenergie benachbarter Gewebepartien verschieden, so kann es zu erheblichen Gewebespannungen und zu Gewebezerreißen kommen; auch Hypertrophie ohne nachfolgende Zellteilung ist imstande, derartige Zerreißen zu bewirken. Wir kommen in einem späteren Abschnitt (Gewebespaltung) auf diese Erscheinungen zurück.

* * *

Die Richtung des Membranflächenwachstums und seine Lokalisation bestimmen die Form der hypertrophierten Zelle. Der Zuwachskoeffizient ist entweder nach allen Richtungen hin gleich groß, oder es läßt sich eine bevorzugte Richtung des Wachstums erkennen. Im ersten Falle werden die Proportionen der Zelle, die sich hypertrophisch verändert, die alten bleiben, und die hypertrophierte Zelle wird hinsichtlich ihrer Form das vergrößerte Abbild der normalen darstellen. Ein besonders instruktives Beispiel für diese Art des Wachstums liefern die von GERASSIMOFF studierten *Spirogyra*-Zellen, die mit doppelter Kernmasse ausgestattet sind⁵⁾. Zellen dieser Art, die durch Fusion der Kerne aus zweikernigen Zellen hervorgegangen sind, wachsen unter dem Einfluß des abnorm reichlichen Gehalts an Kernsubstanz zu abnormer Größe heran; sie werden dabei nicht nur abnorm lang, sondern gewinnen auch entsprechend an Breite, so daß die Gestalt der hypertrophierten Zelle der normalen ähnlich bleibt (Fig. 208).

1) KÜSTER, 1. Aufl., 1913, 296 ff.

2) Vgl. auch VÖCHTING, Exper. Unters. z. Phys. u. Path. d. Pflanzenkörpers 1908, 1, 177.

3) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 118.

4) NĚMEC, D. Problem der Befruchtungsvorgänge u. and. zytol. Fragen 1910, 154.

5) GERASSIMOFF a. a. O. 1902.

Sehr viel häufiger ist der andere Fall, in welchem die Proportionen der hypertrophierten Zellen sich in irgendeiner Weise ändern und eine formale Umwertung eintritt: aus der kugeligem Zelle wird beispielsweise eine schlauchförmige u. s. f. Daß Zellen nur in einer Richtung abnormes Wachstum erfahren, oder dieses sich in einer Richtung auffällig stärker betätigt als in anderen, ist außerordentlich häufig. Die Zellen der *Ribes*-Rinde wachsen bei Entwicklung der Rindenwucherungen fast ausschließlich in radialer Richtung (Fig. 33); sie strecken sich also in derselben Richtung, in der sich das normale Wachstum der Kambiumzellen bewegte, das jene einst lieferte. Die Kambiumzellen, die zur Bildung von Kallus sich anschicken, betätigen ihr sehr gesteigertes Wachstum vornehmlich in radialer Richtung, d. h. in derselben, in der auch ihr normales Wachstum vor sich geht. Die Grundgewebszellen vieler Blätter wachsen bei der Bildung der Intumescenzen (p. 62ff.) ebenso wie bei der Entstehung vieler Gallen (Fig. 123) ausschließlich oder doch vorzugsweise in der Richtung senkrecht zur Oberfläche und liefern, falls Zellteilungen ausbleiben, in vergrößertem Maßstabe dieselbe Zellenform, die aus der Anatomie normaler Gewebe als Palisaden bekannt ist. Andererseits wissen wir gerade aus der Ontogenie der Gallen, daß unter dem Einfluß vieler Infektionen die Zellen der nämlichen Organe zu Wachstum parallel zur Oberfläche angeregt werden können: die Qualität des Reizes bestimmt die Richtung des Wachstums, zu dem die Zellen von ihm veranlaßt werden. Die Zellen der Spirogyren schließlich sehen wir unter dem Einfluß anästhetischer Mittel zu Tonnenform anschwellen. Die Außenwände der Zellen wachsen also nicht mehr durch Einlagerung neuer Teilchen in longitudinaler, sondern durch Einlagerung in tangentialer Richtung — ein Modus, der unter normalen Entwicklungsbedingungen nicht beobachtet wird¹⁾.

Schließlich ist noch auf die Frage nach der Lokalisation des Membran- und Zellenwachstums auf eng umgrenzte Bezirke zurückzukommen. Bei den Epidermiszellen z. B. erfährt in vielen Fällen nur die Außenwand ergiebiges Flächenwachstum; Form und Größe der ursprünglichen Epidermiszelle bleiben daher dauernd erkennbar. Dergleichen beobachten wir bei der Entstehung von Haaren aus Epidermiszellen (Fig. 153, 154 u. a.); während unter dem Einfluß bestimmter Reize nur die Außenwände

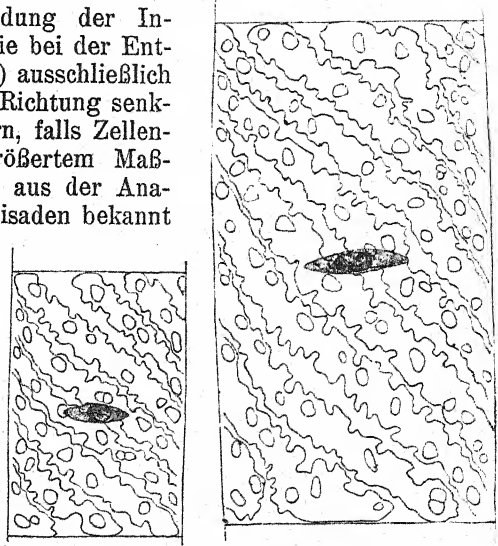


Fig. 208.

Hypertrophie. Links eine normale Zelle von *Spirogyra*; rechts eine solche mit doppeltem Kerngehalt. Nach GERASSIMOFF.

¹⁾ NATHANSOHN, Physiol. Unters. üb. amitotische Kernteilungen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, 35, 48); GERASSIMOFF, Üb. Einfl. d. Kerns auf d. Wachstum d. Zelle (Bull. soc. imp. naturalistes de Moscou 1901, Nr. 1 u. 2, 198).

der Epidermiszellen Flächenwachstum erfahren, rufen Reize anderer Qualität allseitiges Wachstum der Epidermiszellen hervor (Fig. 146). Ferner: Zellen, die allseits von Gewebe umschlossen sind, steht oft nur ein beschränkter Raum für ihr ehypertrophische Volumenzunahme zur Verfügung, und nur ein engbegrenzter Bezirk ihrer Membran kann sich mit Flächenwachstum betätigen: der Zuwachs erscheint dann oft als selbständiges Anhängsel des Mutterkörpers der Zelle. Auch hierbei resultiert selbstverständlich eine völlige Formveränderung der hypertrophierenden Zelle. Beispiele liefern uns die Thyllen (s. o. p. 100 ff.) und thylloiden Bildungen und manche andere abnorme Zellenformen, von welchen schon oben bei Behandlung der qualitativen Wachstumsanomalien die Rede war (s. Fig. 205). Auch an das großzellige Kallusgewebe, das an den durch Grundgewebe gelegten Wundflächen zu entstehen pflegt (vgl. Fig. 48), ist hier zu erinnern, da die bloßgelegten Zellen vorzugsweise in einer Richtung sich strecken, und zwar senkrecht zur Wundfläche. Die Zellen wachsen also dorthin, wo ihrem Wachstum keine mechanischen Hindernisse entgegenstehen. —

Von der Richtung, in welcher sich das Wachstum der Zellen betätigt, und von dem ungleich intensiven Wachstum, mit welchem die Zellen benachbarter Gewebelagen auf einen Reiz reagieren, hängen die Veränderungen ab, welche das Querschnittsbild eines Pflanzenorganes hinsichtlich der Beteiligung der verschiedenen Gewebeformen an seinem Aufbau unter dem Einfluß abnormer Lebens- und Entwicklungsbedingungen erfährt.

Das Verhältnis des Marks zu den übrigen primären Anteilen der Sprosse, das Verhältnis der Markstrahlen des Holzes zu der Masse des übrigen Xylemgewebes, das Verhältnis des in der Zeiteinheit gelieferten Xylems zu dem entsprechenden Phloemzuwachs ist bei normalen und bei abnormen Individuen und bei solchen, die unter verschiedenartige abnorme Bedingungen geraten sind, sehr verschieden¹⁾. Ich beschränke mich darauf, die Anatomie des Blattes nach den hier angedeuteten Gesichtspunkten näher zu behandeln.

Unter gleichbleibenden Bedingungen ist das Verhältnis der Höhe der Epidermiszellen zu der des Mesophylls ($E:M$) oder das der obersten Palisadenschicht zur Gesamthöhe des Mesophylls ($P:M$) nahezu konstant; schon auf geringe Schwankungen der äußeren Bedingungen reagiert die Pflanze mit Änderungen jener Proportionen. Das Verhältnis $E:M$ z. B. wird, wie ohne weiteres ersichtlich, durch Förderung der Epidermis in demselben Sinne beeinflusst werden, wie durch Hemmung der Grundgewebsentwicklung. Abnorme Proportionen kommen ebenso sehr durch Hypoplasie wie durch abnorm gesteigertes Wachstum zustande; zu den auffallendsten Störungen, die vom Normalen am weitesten sich entfernen, führt der zweite Weg unzweifelhaft am häufigsten. Wenn ich bei der Erörterung der Beispiele mich auf die Blätter beschränke, so geschieht es deswegen, weil ihre Gewebe mit besonderer Empfindlichkeit auf Einflüsse der verschiedensten Art mit den hier erörterten Proportionsänderungen reagierten.

VAGELER untersuchte an *Solanum tuberosum* den Einfluß verschiedenartiger Ernährung auf die Zusammensetzung der Spreitengewebe²⁾:

1) Vgl. VÖCHTING, Unters. z. exper. Anat. u. Path. d. Pflanzenkörpers 1908, 1, 71, 196, 204, 222, 232 u. a.

2) VAGELER, Untersuchungen über den morphologischen Einfluß der Düngung auf die Kartoffel (Journ. f. Landwirtsch. 1907, 55, 193).

bei normaler Ernährung nimmt die Epidermis 10,75 % der gesamten Blattdicke für sich in Anspruch, bei Kaliüberschuß 11,66 %, bei Kalimangel 7,95 %.

Beispiele, welche die Wirkungen hypoplastischer Anomalien auf die Proportionen $E : M$ und $P : M$ erläutern, haben wir bei Behandlung der Panaschierungen bereits erwähnen können (Fig. 7); ich verweise ferner auf den Unterschied der Sonnen- und Schattenblätter¹⁾ (Fig. 185).

Das mächtige Wachstum, durch welches namentlich bei der Entstehung vieler Gallen das Grundgewebe der Blätter das der Epidermen zu übertreffen pflegt, läßt für das Verhältnis $E : M$ oft ganz überraschende, vom Normalen weit abweichende Werte zustande kommen. Beispiele für Anomalien in dem Verhältnis $P : M$ liefern uns viele Intumeszenzen, viele Gallen und auch die von TISCHLER²⁾ verglichenen Fälle, über welche Fig. 209 Auskunft gibt. Fig. 125a stellt den Fall dar, daß die untersten Mesophyllagen im Wachstum besonders gefördert werden, während die oberste ungefähr dieselbe Mächtigkeit erreicht wie unter normalen Verhältnissen³⁾.

Natürlich kann auch bei kräftig sich betätigendem abnormen Wachstum der Blattgewebe die Proportion $E : M$ und überhaupt das Verhältnis verschiedener Gewebeschichten zueinander normal oder doch annähernd nor-

1) Instruktive Abbildungen, die den Einfluß des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft veranschaulichen, bei EBERHARDT, Infl. de l'air sec et de l'air humide etc. (Ann. Sc. Nat. Bot., sér.¹ 8, 1903, 18, 61, 148).

2) TISCHLER, Unters. üb. d. Beeinflussung d. *Euphorbia cyparissias* durch *Uromyces pisi* (Flora 1911, 104, 1, 33).

3) Zahlreiche den „Mesophyllquotienten“ d. h. das Dickenverhältnis der Palisaden- und des Schwammparenchyms betreffende Messungen bei H. BUDDE (Beitr. z. Anat. und Physiol. d. Blattes auf Grund volumetr. Messungen. Botan. Arch. 1923, 4, 443).

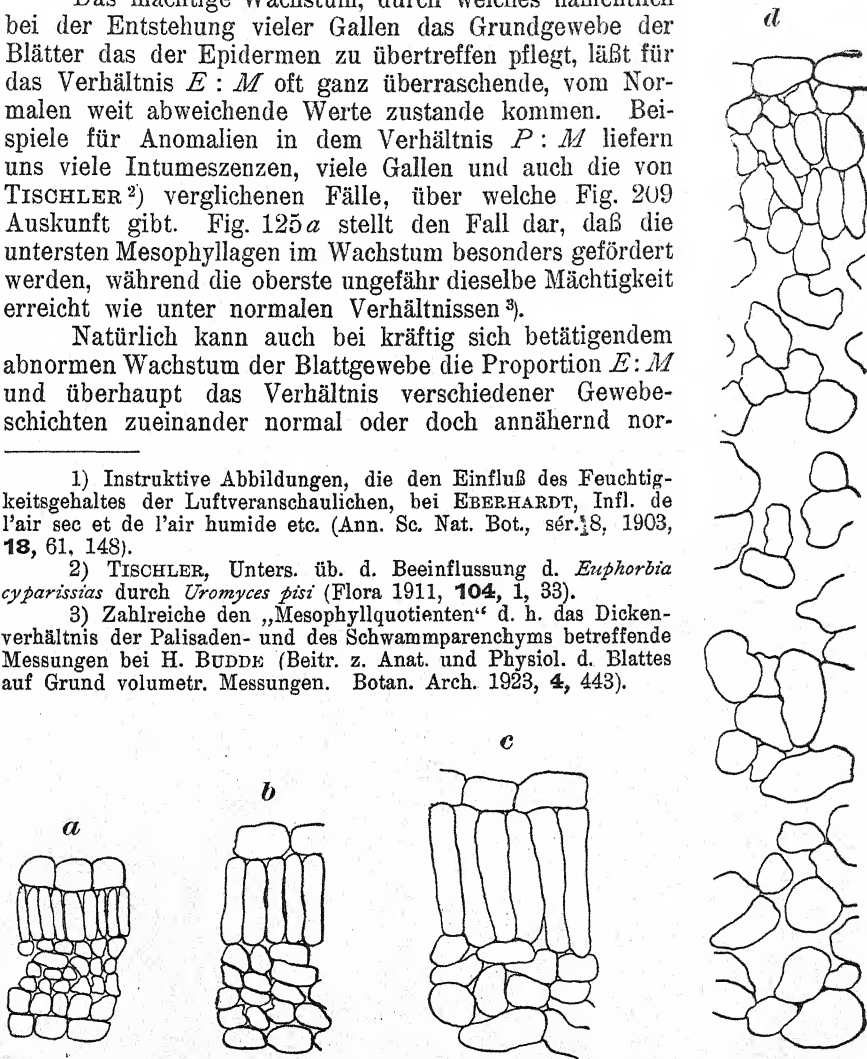


Fig. 209.

Anomalien in der Zusammensetzung eines Blattes aus Epidermis und Grundgewebe ($E : M$ und $P : M$; siehe den Text). Blattquerschnitte von *Euphorbia cyparissias*: a Normales Exemplar von trockenem Standort. b Warmhaus-exemplar, später längere Zeit im Kaltthaus gehalten. c Luxurierendes Exemplar von feuchtem Standort. d Ein von *Uromyces pisi* infiziertes, gänzlich mit Pykniden bedecktes Blatt. Nach TISCHLER.

mal bleiben; bei den Gallen der *Pontania proxima* und anderer *P.*-Arten (auf *Salix*) erfahren sowohl die Epidermis- als auch die Grundgewebszellen der infizierten Blattstellen starkes Wachstum (Fig. 128 b), so daß auf dem Querschnitt durch die Galle das Verhältnis der Epidermishöhe zu der Grundgewebsmächtigkeit nicht entfernt so stark vom normalen abweicht, wie etwa in den auf Fig. 125 a, 153, 209 u. v. a. gezeigten Fällen.

Ähnliche Betrachtungen über die Änderungen in den Proportionen legt auch die Betrachtung der Flächenbilder nahe. Ich verweise auf die Fig. 7 u. 178, welche das Zurücktreten der Leitbündel einer Blattspreite zugunsten der anderen Gewebsanteile oder ihre Zunahme veranschaulichen.

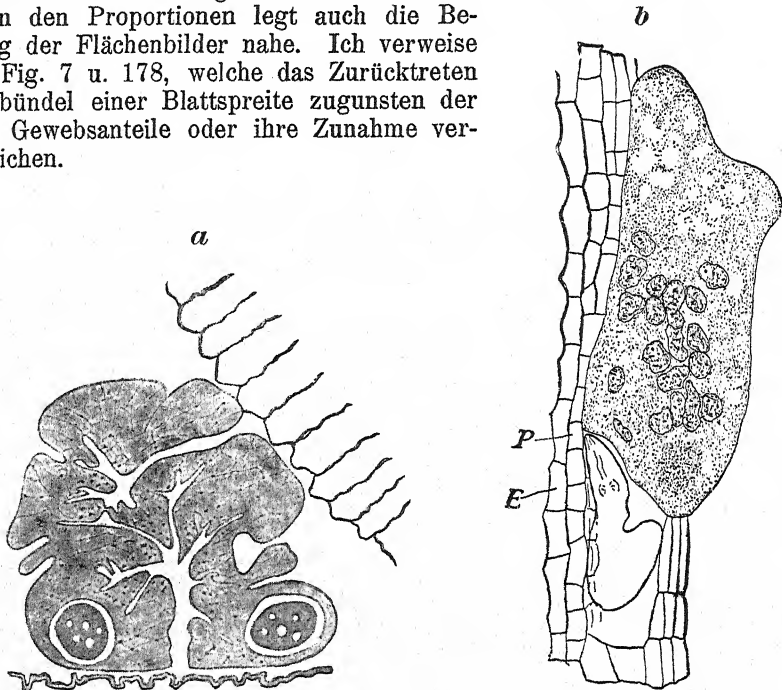


Fig. 210.

Abnorm große Zellen mit abnormem Kerninhalt. *a* Wirtszellen des *Synchytrium mercurialis* (auf *Mercurialis perennis*) mit abnorm vergrößertem Zellkern. Nach v. GÜTTENBERG. *b* Riesenzellen aus einer Älchengalle (*Heterodera radicola* auf *Coleus*) mit zahlreichen Zellkernen. *P* Perikambium, *E* Endodermis. Nach NĚMEC.

Wenn an irgendeinem Pflanzenorgan nur eng umgrenzte Stellen Wachstumsanomalien erkennen lassen, so kann entweder — wie aus dem Gesagten hervorgeht — der Grund für die Lokalisation des abnormen Wachstums in der ungleichartigen Begabung benachbarter Gewebeanteile liegen — ich erinnere an die lokalen Wachstumsleistungen, die zu den Lentizellenwucherungen führen u. dgl. m. — oder in der Wirkung der Außenwelt, die verschiedene Teile eines Organes verschieden beeinflusst und vielleicht nur eng umgrenzte Teile eines Pflanzenorganes den das Wachstum anregenden Agentien aussetzt (Gallen, Wundgewebe usw.) Dabei ist zu beachten, daß auch unabhängig von der Außenwelt und lediglich infolge der anatomischen Struktur des betreffenden Pflanzenorganes die wirksamen Faktoren nur eng umschriebene Anteile der Pflanze beeinflussen und zu Wachstumsanomalien anregen können; das lehrt das

Verhalten der unter den Schließzellen liegenden Mesophyllanteile, die normalerweise zur Lentizellenbildung, unter abnormen Umständen zur Intumeszenzenbildung schreiten können, während benachbarte Mesophyllanteile zunächst oder dauernd von derartigen Veränderungen ausgeschlossen bleiben.

Über das Differenzierungsschicksal der durch abnorm gesteigertes Wachstum entstandenen Zellen und Zellengenerationen wird später noch eingehend zu sprechen sein. An dieser Stelle sei nur auf die Ausgestaltung derjenigen Zellen hingewiesen, die durch abnormes Wachstum zustande kommen und dauernd ungeteilt bleiben.

Die Membranen nehmen bei den nur durch Streckungswachstum zustande kommenden Zellenhypertrophien im allgemeinen an Dicke merklich ab (Rinden- und Lentizellenwucherungen u. ähnl.) und verdicken sich auch in späteren Stadien der Entwicklung nicht mehr. Enthalten die Zellen reichliche Plasmamengen, so können auch die Membranen an Dicke gewinnen. Dickwandige Riesenzellen sind aus den Älchengallen bekannt¹⁾, sehr dickwandig werden die Haare mancher Filzgallen (Fig. 151), deren Membranen auch reichliche Tüpfelung annehmen können. Hypertrophien mit trachealer Verdickung der Wände haben wir bei Besprechung der Wundgewebe (Fig. 48), solche mit steinzellenartigem Charakter bei Besprechung der Thyllen kennen gelernt (Fig. 66).

Daß Vorgänge lokalisierten Membrandickenwachstumes unter abnormen Bedingungen sich an anderen Teilen der Zelle abspielen als unter normalen Umständen, scheint selten zu sein. Bei Durchsicht sehr zahlreicher Blattpräparate von *Ficus elastica* fand ich nur einmal einen Zystolithen, der an der Seitenwand seiner Lithozyste angeheftet war. —

Die Kerne sind in plasmaarmen Zellen, wie schon erwähnt wurde, substanzarm und zu Degenerationserscheinungen geneigt, von welchen später noch im Zusammenhang die Rede sein wird. Große plasmareiche Zellen enthalten oft auch abnorm große Zellkerne. Die Hypertrophien, die *Synchytrium mercurialis* auf *Mercurialis perennis* erzeugt, enthalten je einen Zellkern mit einem Durchmesser von 50–60 μ , dessen Volumen das 250fache des normalen betragen kann²⁾. Diese großen Zellkerne, die dem Parasiten unmittelbar anliegen, sind von reich verzweigten Kanalsystemen durchzogen; jeder der Kerne hat ein solches System, dessen Mündung auf der dem Parasiten zugewandten Seite liegt. Befinden sich ausnahmsweise zwei Parasiten in einer Wirtszelle, so weist ihr Kern zwei Kanalsysteme auf³⁾.

Die Chromatophoren erfahren bei der Hypertrophie im allgemeinen nur einen bescheidenen Grad der Entwicklung oder gehen sogar zurück. Erineumgallen mit reichlichen, aber schwach gefärbten und — infolge der Größe der Zelle — weit auseinander gerückten Chloroplasten sind zwar bekannt; in den meisten Fällen sehen wir aber den Chloroplastenapparat auch dann unentwickelt bleiben oder stark zurückgehen, wenn reichliche Nährstoffmengen in den betreffenden Zellen erkennbar sind (Grundgewebs-

1) NÉMEC, a. a. O. 1910, 151 ff.

2) v. GUTTENBERG, Zytol. Studien an *Synchytrium*-Gallen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, 46, 453).

3) Ähnliche Kernverhältnisse treten nach BALLY (Zytol. Studien an Chytridineen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, 50, 95) auch in den von *Plasmodiophora brassicae* bewohnten Zellen der Kohlwurzeln auf.

hypertrophien nach Galleninfektion, vgl. Fig. 123). Entwickelt sich das grüne Mesophyll der Blätter zu Intumeszenzen, so kann ihr Chloroplastengehalt total schwinden.

Bei manchen Kallushypertrophien anthozyanhaltiger Zellen (Untersuchungen an Blättern von *Peperomia metallica*) fällt auf, wie deutlich mit fortschreitendem Wachstum der Zelle und zunehmender Wasserfülle der Vakuolen die Färbung des roten mehr und mehr verdünnten Zellsaftes immer blasser wird. —

Schließlich wäre noch die Frage aufzuwerfen, ob auch in Zellen, die als Ganzes keine Wachstumsanomalien erkennen lassen, namentlich auch keine abnorme Volumenzunahme erfahren, die Inhaltskörper, wie Zellkerne und Chromatophoren, Wachstumsanomalien aufweisen können. Die zytologische Literatur berichtet in der Tat über Fälle, in welchen Zellkerne abnorme „amöboide“ Gestalt annehmen und sich ansehnlich vergrößern; was die Chromatophoren betrifft, so darf an dieser Stelle vielleicht auf die verzweigten Chlorophyllbänder der Konjugaten aufmerksam gemacht werden¹⁾.

c) Gleitendes Wachstum.

Zum Schluß wird das Verhältnis wachsender Zellen zu ihrer Nachbarschaft zu prüfen sein.

Im allgemeinen schieben wachsende Zellen ihre Umgebung vor sich her, so daß das Wachstum jener auf den Zusammenhang und den Verband der sie umgebenden oder der ihnen benachbarten Zellen ohne wesentlichen Einfluß bleibt. Von gleitendem Wachstum wird gesprochen, wenn wachsende Zellen zwischen ihre Nachbarinnen mehr oder weniger weit sich eindrängen, indem beim Wachstum ihre Oberflächen aufeinander „gleiten“.

Daß diese Form des Wachstums bei der normalen Histogenese prosenchymatischer Gewebe eine wichtige Rolle spielt und einen weit verbreiteten Vorgang darstellt, hat KRABBE gezeigt. Dasselbe Gleiten wachsender Zellen findet nun auch während der Ausbildung pathologisch beeinflusster prosenchymatischer Gewebe statt. Vor allem hat das gleitende Wachstum der Kambiumzellen und ihrer Abkömmlinge die Forscher beschäftigt. Abnorme Strukturbilder bringt es dann zustande, wenn die Richtung des gleitenden Wachstums von der des normalen sich unterscheidet. Ich erinnere hier an die Erscheinungen des Drehwuchses (s. o. p. 123). NEEFF hat das gleitende Wachstum der nach Dekapitation in der Nähe von Seitenastansatzstellen tätigen Kambiumzellen studiert (s. o. Fig. 84); die Vorgänge und Leistungen des Gleitens, welches kambiale Elemente sogar durch das Gewebe der Markstrahlen hindurchführen kann, gleichen durchaus den normalen²⁾.

1) KASANOWSKY, Die Chlorophyllbänder und Verzweigung derselben bei *Spirogyra Nawaschini* (sp. nov.) (Ber. d. D. bot. Ges. 1913, **31**, 55); vgl. auch PASCHER, Über auffallende Rhizoid- und Zweigbildungen bei einer *Mougeotia*-Art (Flora 1907, **97**, 107); bei den von PASCHER studierten Fällen gehen die Formanomalien der Chromatophoren Hand in Hand mit den der Zelle, bei den von KASANOWSKY studierten sind sie von solchen unabhängig.

2) Vgl. KLINCKEN, Ü. das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen u. den Markstrahlverlauf in ihrer sekundären Rinde (Bibl. bot. 1914, **84**); NEEFF, Über Zellumlagerung. Ein Beitrag zur exper. Anat. (Zeitschr. f. Bot. 1914, **6**, 465).

Die mit gleitendem Wachstum befähigten Zellen verschieben nicht nur ihre Lage in der Fläche des Zellenzylinders, dem sie angehören, sondern es sind Verschiebungen um mehrere Zelldicken möglich. Hierauf und ferner auf den Umstand, daß die Kambiumzellen durch gleitendes Wachstum, so weit ihre Richtung ändern können, daß sie schließlich senkrecht zu der ursprünglichen verschoben erscheinen, hat JOST¹⁾ bei Beschreibung der an Astansätzen unserer Bäume sich abspielenden Wachstumsvorgänge hingewiesen. Dieser Vorgang erklärt, daß bei Astachseln wie an andern Teilen holziger Gewächse Strukturbilder zustande kommen, welche nebeneinander auf derselben Schnittebene quer- und längsgetroffene Xylemelemente nebeneinander zeigen (vgl. Fig. 92, p. 132). Jost leitet von der Verschiebung der Kambiumzellen die erhebliche Verkürzung ab, die der Kambiummantel zumal am oberen spitzen Winkel der Astachseln bei fortgesetztem Dickenwachstum erfahren muß. Auch die starke Breitenzunahme, welche die Jahreszuwachszone an eben jenen Stellen aufweisen, hängt wohl mit denselben Vorgängen zusammen. Dieselben Erscheinungen, die für die Astachsel studiert worden sind, wiederholen sich an den Stellen, an welchen nach Verwachsung von zwei Stammzylindern das gemeinschaftliche Kambium tiefe Einsenkungen aufweist, und ebenso wohl in allen anderen Fällen, in welchen Kambien irgendwelche Konkavitäten aufweisen, die beim Fortgang des Dickenwachstums sich ausgleichen²⁾.

Eingehender Prüfung sind die Frage wert, ob gleitendes Wachstum unter abnormen Verhältnissen auch an Zellen und Geweben auftreten kann, welche normalerweise solches nicht erfahren, und ob es Formen annehmen kann, die wir von der Histogenese normaler Gewebe her nicht kennen. Fälle dieser Art kommen zweifellos in großer Zahl vor. Vor allem sind hier die von VÖCHTING studierten verzweigten „Idioblasten“ zu nennen, die wir vorhin bereits bei Behandlung eng lokalisierter Membranwachstumsprozesse zu nennen hatten (Fig. 204 und 205); die spitzen, wurm- oder stilettförmigen Anhängsel der ursprünglich isodiametrischen Zellen oder die seitlichen Verzweigungen faserartiger Elemente wachsen offenbar „gleitend“ in ihrer Nachbarschaft vorwärts. „Oft gleichen sie völlig“ — nach VÖCHTINGS Worten — „derbwandigen Hyphen, die gewissermaßen im Gewebe hinkriechen“³⁾.

P. MAGNUS⁴⁾ beschreibt die Galle von *Urophlyctis leproides* (auf *Beta vulgaris*), die dadurch ausgezeichnet ist, daß hier die abnorm vergrößerte, vom Parasiten bewohnte Zelle sich verzweigt und ihre Zweige in das normal gebliebene Nachbargewebe schiebt. Fig. 211 veranschaulicht, in welcher Weise die Wirtszellen das Gewebe durchwuchern. Erneute Untersuchung dieses merkwürdigen Falles wäre willkommen.

Wenn gleitendes Wachstum eine Zelle oder einen Zellenkomplex seine Nachbarschaft so durchwuchern läßt, wie es P. MAGNUS' Abbildung für den eben geschilderten Fall dartut, liegt der Vergleich mit denjenigen

1) JOST, L., Üb. einige Eigentümlichkeiten d. Kambiums d. Bäume (Botan. Zeitg., Abt. I, 1901, 59, 1.

2) Über Konkavitäten, an welchen kein Ausgleichen zu bemerken ist, vgl. oben p. 264 („Spannrückigkeit“).

3) VÖCHTING, Unters. z. exper. Anat. u. Path. des Pflanzenkörpers, 1908, 1, 191, 192, 236 u. a.

4) MAGNUS, P., On some species of the genus *Urophlyctis* Ann. of bot. 1897, 41, 87.

Fällen pathologischen Wachstums nahe, das die malignen Neubildungen des Tier- und Menschenkörpers kennzeichnet und infiltrierendes genannt wird. Als infiltrierend kann man das Wachstum der ungegliederten Milchröhren, das Wachstum mancher Embryosackhaustorien, der verzweigten Spikularzellen u. a. mit demselben Recht bezeichnen, wie das der erwähnten *Urophlyctis*-Gallen.

Ob auch umfängliche Gewebemassen „infiltrierend“ in einem vegetabilischen Organismus sich verbreiten können wie maligne Neubildungen im Tierkörper, ist noch strittig. Das Ausbleiben dieser charakteristischen Wachstumsweise gehört zu den wichtigsten Merkmalen, durch welche sich histogenetisch die Neubildungen des Pflanzenkörpers von den malignen

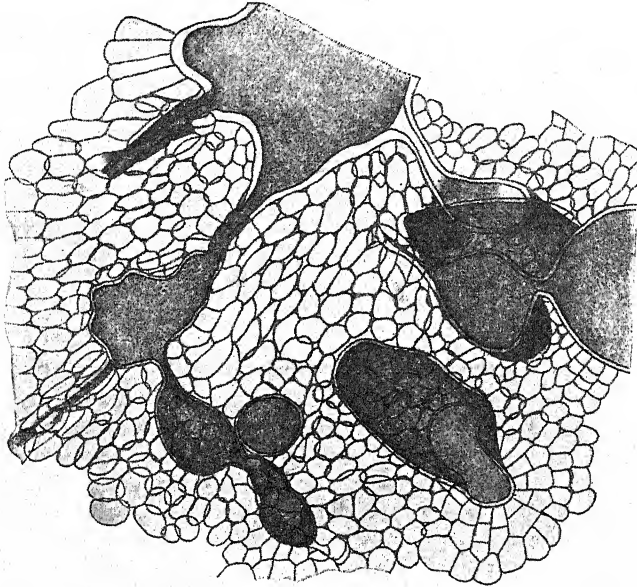


Fig. 211.

Gleitendes (infiltrierendes) Wachstum. Die von *Urophlyctis leproides* infizierten Zellen des Wirtes (*Beta vulgaris*) wachsen „gleitend“ in das Nachbargewebe hinein. Nach P. MAGNUS.

des tierischen, mit welchem sie oft genug recht kritiklos verglichen worden sind, deutlich unterscheiden¹⁾. Jedoch hat vor wenigen Jahren JENSEN²⁾ auch „echte Geschwülste“ bei Pflanzen zu finden geglaubt und als solche die längst bekannten „Rübenkröpfe“ der *Beta vulgaris* beschrieben. Diese Kröpfe³⁾ stellen oft erstaunlich umfangreiche Gewebemassen dar, die

1) Vgl. KÜSTER, Vergleichende Betrachtungen über die abnormalen Gewebe der Tiere und Pflanzen (M. Med. Wochenschr. 1904, 46); ferner THOMAS, Le cancer chez les animaux et chez les vég. (Rev. gén. de bot. 1909, 21, 241).

2) JENSEN, C. O., Undersøgelser vedr. nogle svulstlignende dannelser hos planter (Meddel. fra d. kgl. Vet.- og Landsbohøjsk. Serum Labor. 1918, 54, 91). Von echten Geschwülsten bei Pflanzen (Rapport II. confér. internat. pour l'étude du cancer, Paris, 24); SPISAR, Über die Kropfbildung bei der Zuckerrübe (Zeitschr. f. Zuckerindustrie Böhmen 1910, 34, 629).

3) Eine gute frühe Abbildung scheint CASPARY geliefert zu haben (Eine vierköpfige Runkelrübe, *Beta vulgaris* MAGN., Schrift. phys.-ökol. Ges. Königsberg 1873, Tab. XIV).

an den verschiedensten Teilen der Rübe erscheinen und das Wachstum der normalen Anteile aufhalten können, indem sie selbst immer mehr sich vergrößern und mit Volumen und Gewicht das des normal gebliebenen Mutterbodens um ein Vielfaches übertreffen¹⁾ (vgl. Fig. 212 u. 213). Mit den malignen Neubildungen der Tiere haben die Kröpfe der Rüben die Übertragbarkeit auf dem Wege der Pfropfung und nach JENSEN die Befähigung zu infiltrierendem Wachstum ihrer Gewebe gemeinsam. Namentlich, wenn Mutterboden und Transplantat farbig verschiedenartigen Rüben angehören, läßt sich, wie JENSEN beschreibt, die „Infiltration“ der beiden Pfropfsymbionten gut verfolgen.

Botanischerseits liegen bisher noch keine überzeugenden Mitteilungen über die gleitende Verbreitung pathologischer Gewebe vor. Ich habe mich wiederholt bemüht, brauchbares Rübenkropfmateriel zur Bearbeitung zu erhalten und durch zahlreiche eigene Transplantationsversuche JENSENS Resultate zu bestätigen. Nicht in einem einzigen Falle sah ich aber bisher nach der Transplantation Kropfbildung eintreten; selbst bei langfristigen Versuchen, die ich erst 9 Monate nach der Transplantation untersuchte, konnte ich dergleichen nicht entdecken. Vielmehr blieb das Wachstum der transplantierten Kropfgewebstücke bei allen bisherigen Versuchen sehr bescheiden. Trotzdem war aber das von JENSEN beschriebene wuchernde Vorwärtsschieben des Kropfgewebes erkennbar; Fig. 214 zeigt einen

Querschnitt durch eine meiner Versuchsrüben, bei welcher weißes Kropfmateriel auf anthozyanhaltige Unterlage aufgetragen worden war²⁾: in der Photographie sind der rote und der anthozyanfreie Gewebsanteil hinreichend deutlich voneinander zu unterscheiden, und es ist zu erkennen, daß das Kropfgewebe gegen das normale vorwächst, und die Kontaktfläche allerhand Bogen beschreibt; am stärksten für die „Infiltration“ des Mutterbodens spricht vielleicht das in Fig. 214 (rechts unten) sichtbare kreisrunde, aus weißem Kropfgewebe gebildete Feld, das inmitten des normalen

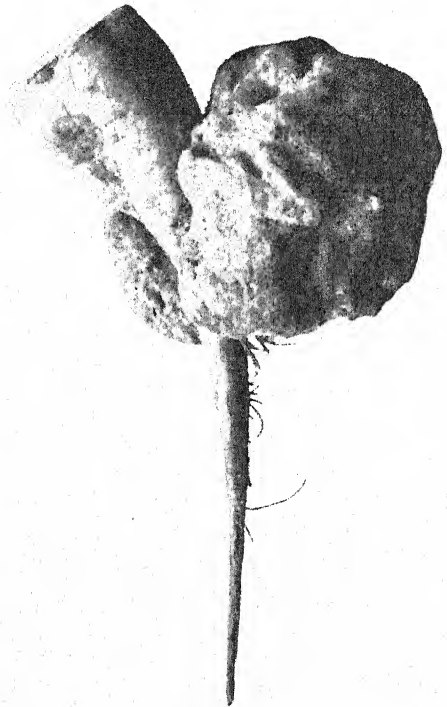


Fig. 212.
Rübenkropf der Zuckerrübe. Verkleinerte
Wiedergabe der kranken Wurzel.

1) Vgl. z. B. FALLADA, Über die im Jahre 1910 beobachteten Schädiger und Krankheiten der Zuckerrübe (Mitt. chem.-techn. Versuchsstat. Zentralver. f. d. Rübenzuckerindustrie Österr. u. Ungarns, Ser. 4, 1911, Nr. 21, 22).

2) Die Form, in der ich Rüben-gewebe beiderlei Art miteinander in Kontakt brachte, wurde vielfach variiert — ohne Einfluß auf das Ergebnis des Versuchs.

roten Rübengewebes liegt; doch fand ich an anderen Stellen deutliche tangentielle Spalten im Gewebe des Mutterbodens, welche das proliferierende Kropfmateriale gefüllt hatte u. ähnl. m., so daß ich die Fähigkeit zu infiltrierendem Wachstum des anomalen Gewebes vorläufig nicht für erwiesen halten kann.

Die Ätiologie des Rübenkropfes ist noch sehr umstritten; selbst über den parasitären oder nicht-parasitären Ursprung der Wucherungen gehen die Meinungen auseinander.

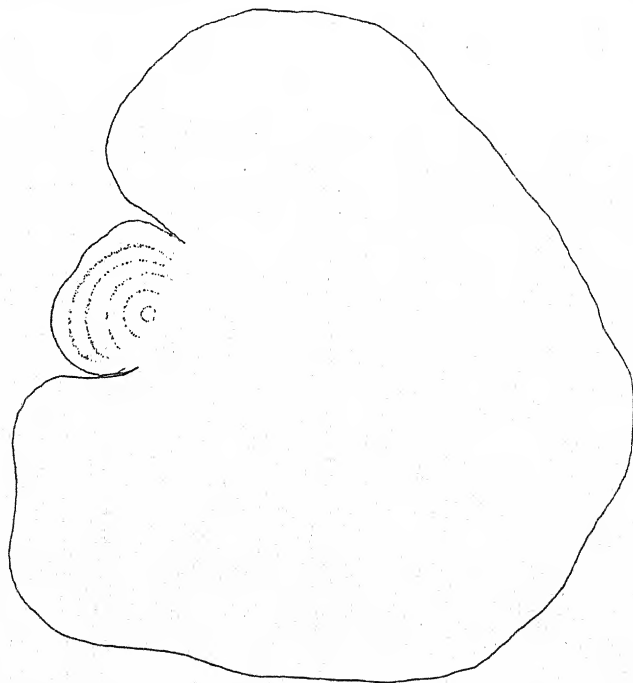


Fig. 213.

Rübenkropf. Querschnitt durch die Wurzel in natürlicher Größe; der normale Anteil der Wurzel an den konzentrisch gestellten Kambien erkannt.

Für die Gewebe einer Bakteriengalle hat SMITH¹⁾ die Fähigkeit zu infiltrierendem Wachstum in Anspruch genommen. Es handelt sich um

1) SMITH, E. F., Crown galls on plants (Phytopathology 1911, **1**, 7); The struct. and developm. of crown gall. A plant cancer (U. S. Departm. of Agric., Bur. of Pl.-Ind., Bull. No. 225, Washington 1912); Pflanzenkrebs versus Menschenkrebs (Zentralbl. f. Bakt. Abt. II 1912, **34**, 394). SMITH, E. F., BROWN, N. A. & TOWNSEND, C. O., Crown gall of plants, its cause and remedy (U. S. Departm. Agric. Bur. Plant-Ind., Bull. 213, 1911). SMITH, E. F., BROWN, N. A. & McCULLOCH, L., The struct. a. developm. of crown gall (ibid. Bull. 255, 1912). TOWNSEND, C. O., Field studies of the crown gall of the sugar beets (ibid. 1915, Bull. 203). LEVIN, J. & LEVINE, M., Malignancy of the crown gall and its analogy to animal cancer (Journ. Cancer research 1920, **1**, 243). LEVINE, M., Studies on plant cancer I (Bull. Torrey Bot. Club, 1919, **46**, 447), id. II (Mycologia 1921, **13**, 1), id. III (Americ. journ. of bot. 1921, **8**, 507), The behavior of crown gall on the rubber tree (*Ficus elastica*) (Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1920, **17**, 157). SMITH, E. F., An introduction to bacterial diseases of plants 1920. SMITH, E. F., Embryomas in plants (produced by bacterial inoculations) (Bull. Johns Hopkins Hospital 1917, **28**, No. 319, 277), Mechanism of tumor growth in Crown gall (Journ. agric. research 1917, **8**, 165).

die Wucherungen, welche *Bacterium tumefaciens* an *Chrysanthemum frutescens* und anderen Wirtspflanzen hervorruft. An der Impfstelle, an welcher man Bakterienmaterial in das Achsengewebe eingetragen hat, entstehen „primäre“ und bald darauf nicht weit von ihnen „sekundäre“ Gallen, die nach SMITH durch Stränge abnormen Gewebes miteinander verbunden sind (tumor strands). Nach SMITH ist es das Gewebe der primären Galle, welches strangförmig im Wirt vorwärts wächst und die sekundären Gallen erzeugt. Auch auf weite Entfernungen hin sei eine solche Wachstumsbewegung des abnormen Gewebes möglich, das sogar von der Achse bis in



Fig. 214.

Infiltrierendes Wachstum nach Transplantation. Anthozyanfreies Gewebes des Rübenkropfes neben anthozyanhaltigem, normalem der Unterlage.

die Blätter sich verbreiten und hier zur Entstehung von Gallen führen kann, die aus eingewandertem Achsengewebe bestehen. Solche Gallen haben nach SMITH ganz andere Struktur als autochthone Blattgallen, die nach unmittelbarer Infektion des Blattgewebes entstanden sind: letztere bestehen aus Parenchym; die von der Achse sich herleitenden werden an ihrer achsen- und stelenartigen Struktur erkannt (Fig. 125).

Ein Nachweis der Abstammung des Gewebes sekundärer Blattgallen von fern liegenden Impfstellen der Achse und überhaupt der Befähigung des Gallengewebes zu infiltrierendem Wachstum ist aus solchen Befunden nicht abzuleiten; es ließe sich vielmehr auch an die Möglichkeit denken,

daß die gallenerzeugenden Organismen durch das Gewebe des Wirtes wandern, und der tumor strand wie die sekundären Gallen die Reaktionen auf die Wirkungen der sich mehr und mehr verbreitenden Bakterien dar-

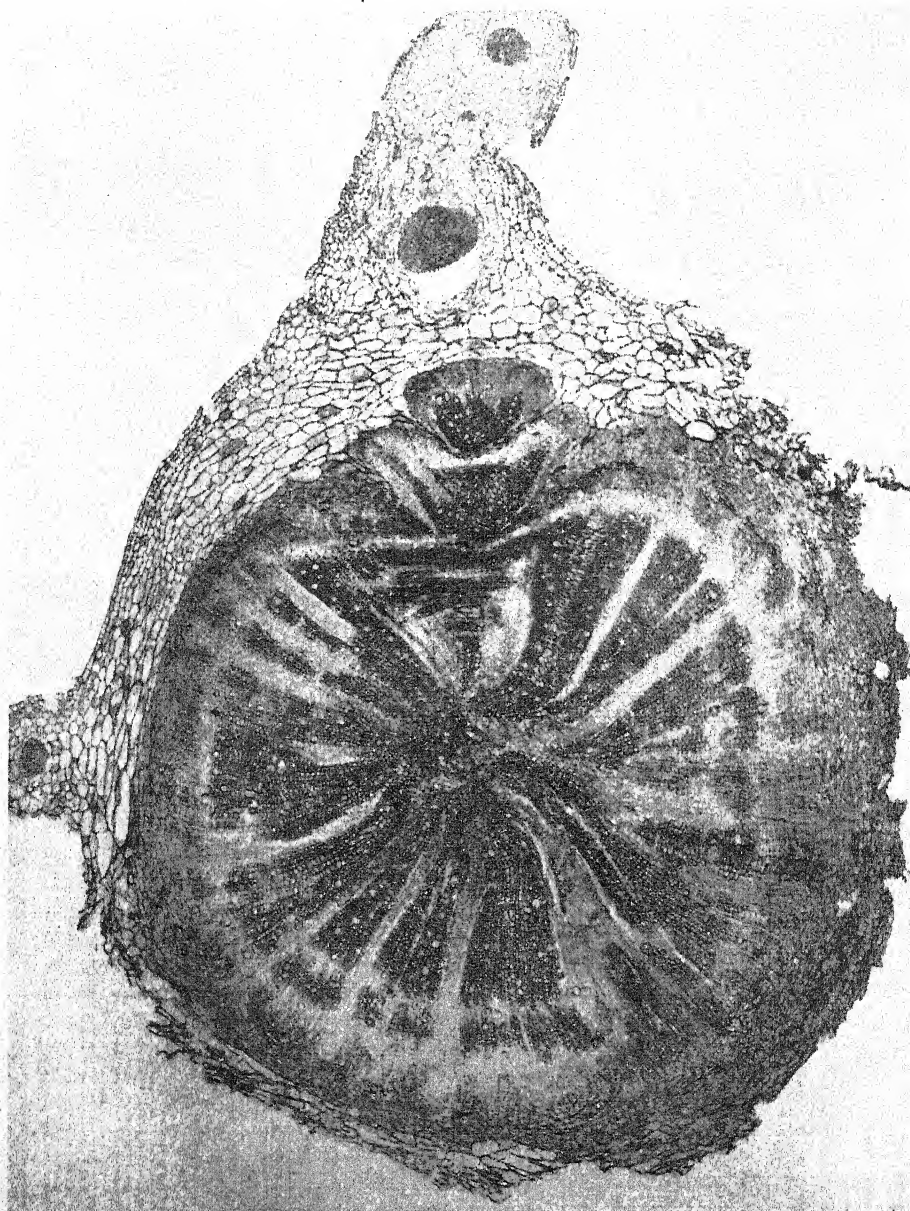


Fig. 215.

Gallen mit vermeintlich infiltrierendem Wachstum (*Bacillus tumefaciens* auf *Chrysanthemum frutescens*); unten eine sekundäre Galle mit Achsenstruktur.

Nach SMITH.

stellen. Auf keinen Fall wäre es zulässig, von der Achsenstruktur der an Blättern gefundenen Gallen auf die Provenienz des sie aufbauenden Gewebes zu schließen, da auch Zellenmaterial der Blätter unzweifelhaft zu stammähnlich gebauten Gewebekörpern heranwachsen kann¹⁾. ROBINSON und WALKDEN machen in der Tat darauf aufmerksam, daß sich die Erreger der *Chrysanthemum*-Tumoren in Gefäßen und Interzellularräumen weit verbreiten und daher auch noch in ansehnlichem Abstand von der Infektionsstelle Gewebewucherungen veranlassen können²⁾.

Dazu kommen SMITHS neue Feststellungen über das Wachstum der pflanzlichen Tumoren: der Tumor wächst nicht allein durch Vergrößerung und Teilung seiner Zellen, sondern auch dadurch, daß die ihm anliegenden — zunächst noch normalen — Zellen pathologisch werden und durch „Apposition“ den Tumor vergrößern helfen (Beobachtungen an Gallen des *Bac. tumefaciens* an *Nicotiana*). Die Verbreitung des Tumorstwachstums von der Rinde durch die Markstrahlen bis ins Holz, die Entstehung vermeintlicher Metastasen usw. finden hierdurch ihre Erklärung³⁾.

Das gleitende Wachstum der bereits wiederholt erwähnten seltsamen Idioblasten gab offenbar einen der Gründe ab, welche VÖCHTING⁴⁾ veranlaßten, die an geköpften, am Blühen verhinderten Pflanzen entstehenden Gewebemassen als Tumoren zu bezeichnen.

4. Teilungsanomalien.

Die Umstände, durch welche uns Teilungen der Pflanzenzellen abnorm erscheinen können, sind sehr verschieden: entweder es handelt sich um Zellen, welche zwar auch normalerweise Teilung erfahren hätten, unter den abnormen Verhältnissen aber sich in anderer Weise teilen, als sonst geschehen wäre, indem die Querwände in anderer Richtung an die Membran der Mutterzelle sich ansetzen als beim normalen Verlauf der Ontogenese, und die Form der Tochterzellen durch die Lage der Querwand abnorm wird — oder indem der Modus des Wandbildungsprozesses in seinen Einzelheiten anders verläuft als sonst, oder andere qualitative Anomalien sich bemerkbar machen. Erfahren andererseits diejenigen Zellen eine Teilung, die normalerweise sich nicht mehr geteilt hätten, wird also die Zahl der Zellen

1) Von der Bildung stammähnlicher Strukturen in Blättern wird in dem der „Entwicklungsmechanik“ (Korrelationen) gewidmeten Abschnitt noch die Rede sein.

2) ROBINSON, W. & WALKDEN, H., A critical study of crown gall (Ann. of bot. 1923, **37**, 299). Dieselbe Auffassung vertritt RIKER, A. J., Some morphol. responses of the host tissue to the crown gall organism (Journ. agric. research 1923, **26**, 425). — Daß der „Pflanzenkrebs“ keine Metastasen, kein infiltrierendes Wachstum kennt, stellten ferner fest BLUMENTHAL, F. & HIRSCHFELD, H., Beitr. z. Kenntn. einiger durch *Bact. tumefaciens* hervorgerufenen Pflanzengeschwülste (Zeitschr. f. Krebsforsch. 1921, **13**, 110); ebenso wenig wie im histogenetischen besteht im physiologischen Sinne eine Malignität der Pflanzenkrebse hinsichtlich ihrer Lebensdauer, der Widerstandsfähigkeit und Selbständigkeit des Gewebes; vgl. LEVIN, J. & LEVINE, M., The role of neoplasia in parasitic diseases of plants (Journ. cancer research 1923, **7**, 171). — Sorgfältige Untersuchungen der Frage, wie weit der Transpirationsstrom in Zweigen mit langen ununterbrochenen Gefäßstrecken Bakterien zu verbreiten vermag (*Quercus* 20–30 cm weit), hat ERICH BERTHOLD angestellt (Z. Kenntn. d. Verhaltens v. Bakt. im Gewebe d. Pfl. Jahrb. f. wiss. Bot. 1917, **57**, 387).

3) SMITH, E. F., Appositional growth in crown gall tumors and in cancers (Journ. cancer research 1922, **7**, 1).

4) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 236.

eine abnorm hohe, so können wir von quantitativen Teilungsanomalien sprechen. Fast immer geht solchen Teilungen Wachstum der betreffenden Zelle voraus — oft sogar sehr ergiebiges; andererseits kann auch solches Wachstum ausbleiben, so daß abnorm kleine Zellen entstehen. In allen Fällen, in welchen abnorme Zellenvermehrung eintritt, wollen wir im Anschluß an die von VIRCHOW gegebene Terminologie¹⁾ von Hyperplasie sprechen.

a) Qualitative Teilungsanomalien.

Daß die Kennzeichen qualitativer und quantitativer Abweichungen von der Norm sich miteinander kombinieren können, und viele Krankheitsbilder durch diese und jene gleichzeitig gekennzeichnet werden, versteht sich von selbst. Die Anomalien, von welchen im folgenden die Rede sein soll, weichen von dem Normalverhalten der Zellen und Gewebe in ungleich hohem Maße ab; die geringste Abweichung von der Norm bringen diejenigen Fälle, in welchen die Richtung der neuen Querwand abnorm ist; nach ihnen wollen wir diejenigen besprechen, bei welchen das Größenverhältnis der Tochterzellen nicht der Norm entspricht, oder die Verteilung des Zelleninhaltes Anomalien erkennen läßt. Am weitesten entfernen sich von der Norm diejenigen Teilungsanomalien, bei welchen die Mechanik der Zellteilung und Querwandbildung nicht mehr dem bekannten Schema der normalen Teilungsvorgänge entspricht. —

Anomalien der Teilungsrichtung, d. h. Zellteilungen, die durch „schief“ liegende Querwände charakterisiert werden, sind eine häufige Erscheinung.

Normalerweise gehorchen, wie bekannt, neu entstehende Querwände dem „Gesetz der rechtwinkligen Schneidung“, indem sie sich — HOFMEISTER und SACHS haben sich zuerst mit diesen Beobachtungen beschäftigt²⁾ — unter rechtem Winkel an die Membran der Mutterzelle ansetzen; bei der Durchsicht von Geweben, deren Zellwände im allgemeinen der Regel folgen, findet man jedoch hier und da auch Zellenwände, die mehr oder minder „schief“ orientiert sind. Das gilt sowohl für abnorme Gewebe, wie manche hyperhydriche oder die des Kallus, als auch für diejenigen, die in Habitus und Struktur sich durchaus normal zeigen; besonders deutlich sind derartige Abweichungen zuweilen an normal geformten Haaren zu beobachten³⁾. Bei *Tradescantia discolor* erfolgt zuweilen die Teilung sogar parallel zur Längsachse der Haare. Daß umgekehrt auch die normalerweise schief gestellten Querwände im Protonema der Laubmoose abnormer-

1) VIRCHOW, *Zellulärpathologie* 1858, 58.

2) HOFMEISTER, *Zusätze und Berichte zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, **3**, 259); *Lehre von der Pflanzenzelle* (Handb. d. phys. Bot. 1867, **1**); SACHS, *Gesammelte Abhandlungen*, Leipzig 1893, XXXIX u. XL. Literatur bei KÜSTER, *Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie* (Progr. rei bot. 1908, **2**, 496 ff.).

3) Weitere Beispiele bei VÖCHTING, *Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers* 1908, 14. SHIBATA beobachtete schiefe Teilungen in dem experimentell hervorgerufenen „parthenogenetischen“ Endosperm von *Monotropa uniflora* (Experimentelle Studien üb. die Entwicklung des Endosperms bei *M.*, Biol. Zentralbl. 1902, **22**, 705) u. dgl. m. Über „dachförmig“ gestellte Scheidewände vgl. NÉMEC, *Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw.* 1910, 39. Vgl. auch KLEBS' Beobachtungen an *Oedogonium* (Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen 1896, 288).

weise grade ausfallen können, hören wir von GÖBEL (Dunkelkulturen von *Funaria* auf Zuckerlösung¹⁾.

Der Bildung jeder schiefen Querwand geht naturgemäß Schiefstellung der Kernspindel voraus; im allgemeinen jedoch folgt der Bildung schiefgestellter Kernspindeln während der späteren Stadien der Kinese eine Korrektur, indem sich die Platte aus ihrer abnormen Lage senkrecht zur Mutterzellwand einstellt²⁾.

Die Faktoren, welche zu einer bleibenden Schiefstellung der karyokinetischen Figur und der Kernplatte führen oder unter Beibehaltung der normalen Achsenrichtung irgendeine Verlagerung der Teilungsspindel im Zellenlumen veranlassen können, sind sehr verschieden.

Am leichtesten zu übersehen ist der kausale Zusammenhang, wenn die geschilderten Teilungsanomalien durch unmittelbar translozierend wirkende mechanische Faktoren zustande kommen.

KNY hat gezeigt, daß man in der Tat durch mechanischen auf das Gewebe ausgeübten Druck die Lage der Querwände in sich teilenden Zellen unmittelbar beeinflussen kann³⁾. Schiefgestellte Wände fand ANDREWS⁴⁾ in den Staubfadenhaaren der *Tradescantia virginica* nach Zentrifugenbehandlung.

Vielleicht liegen den genannten in mancher Hinsicht vergleichbare mechanische Wirkungen in denjenigen Fällen vor, in welchen nach Behinderung des Membranflächenwachstums die Zellen sich unregelmäßig septieren: Fig. 216 zeigt einen Faden von *Hormidium nitens*, dessen Zellen sich nach Behandlung mit Kongorot in den verschiedensten Richtungen geteilt haben, während unter normalen Verhältnissen die Zellenteilungen sämtlich in derselben Richtung erfolgen; KLEBS bringt bereits die Anomalie der Teilungen in ursächlichen Zusammenhang mit der Unfähigkeit kongorotgefärbter Membranen zum Flächenwachstum⁵⁾.

RACIBORSKI⁶⁾ beobachtete an *Basidiobolus ranarum*, daß bei steigender Konzentration der Nährlösung die Richtung der Querwände sich mehr und mehr verschiebt und schließlich senkrecht zu der normalen Richtung stehen kann. Ähnliches beobachtete

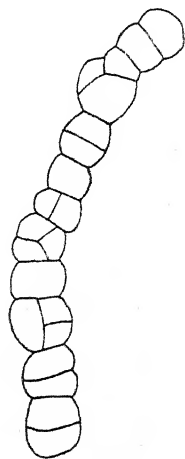


Fig. 216.
Teilungsanomalien. Abnorm orientierte Zellteilungen bei *Hormidium nitens* nach Behandlung mit Kongorot.
Nach KLEBS.

1) GÖBEL, Organographie 1901, 2, 340.

2) Vgl. GIESENHAGEN, Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche. Stuttgart 1905; Die Richtung der Teilungswand in Pflanzenzellen (Flora 1909, 99, 355); HABERMEHL, Die mechanischen Ursachen für die regelmäßige Anordnung der Teilungswände in Pflanzenzellen. Dissertation, München 1909; vgl. auch GIESENHAGEN, Entwicklungsgesch. einer Milbengalle usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1919, 58, 66, 90).

3) KNY, Über den Einfluß von Druck und Zug auf die Richtung der Scheidewand in sich teilenden Pflanzenzellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, 37, 55); dort weitere Literaturangaben.

4) ANDREWS, Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, 56, 221).

5) KLEBS, Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, 338.

6) RACIBORSKI, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum* (Flora 1896, 82, 113).

SCHOSTAKOWITSCH¹⁾, der unter der Einwirkung hoher Temperatur das Mycel von *Dematium pullulans* in Form kleiner Gewebekörper sich entwickeln sah.

In „normal“ sich betätigenden zweischneidigen Lebermoosscheitelzellen wechselt die Richtung der nacheinander entstehenden Querwände rhythmisch; daß plötzlich dieser Rhythmus ausfallen kann und durch Teilungen gleicher Orientierung einreihige Zellenfäden entstehen können, lehrt Fig. 217²⁾. Vermutlich handelt es sich hierbei um die Reaktion der Pflanze auf schädigende Einflüsse in dem Sinne, daß bei beeinträchtigter Ernährung die zweischneidige Teilungsweise verloren geht.

Ganz wunderliche Querwandbildungen beobachtete WISSELINGH an vielkernigen *Spirogyra*-Zellen nach Zentrifugenbehandlung: es entstanden wendeltreppenartige Membranleisten, wie Fig. 218^e veranschaulicht.

Mit einer außerordentlich formenreichen Kategorie abnormer Zellteilungen hat NĚMEC bekannt gemacht. Dieser behandelte wachsende Wurzelspitzen mit verdünnter Chloralhydratlösung; nach der „Chloralisierung“ machten sich allerhand Teilungsanomalien, gewölbte Querwände usw. (vgl. Fig. 220) bemerkbar, von welchen auch später noch zu sprechen sein wird. —

Die Versuche NĚMECS³⁾ vermitteln uns den Übergang zu einer weiteren Form der Teilungsanomalien, bei welchen die abnorme Verteilung des Zelleninhalts das auffälligste Symptom ist.

Die Verteilung des Inhalts auf die beiden neuen Zellen erfolgt im einfachsten Fall derart, daß beide Tochterzellen ungefähr gleich groß ausfallen. Durch abnorme Existenzbedingungen kann dieser Modus gestört werden. Daß ungleich große Tochterzellen entstehen, beobachtete z. B. KLEBS an *Oedogonium*-Fäden, deren Zellen in Zuckerlösungen meist ohne vorhergehende Bildung des bekannten Zelluloserings sich teilten⁴⁾; MOTTIER erzielte Teilungen in ungleich große Tochterzellen, indem er den Inhalt der *Cladophora*-Zellen durch Zentrifugenbehandlung an einem der beiden Zell-

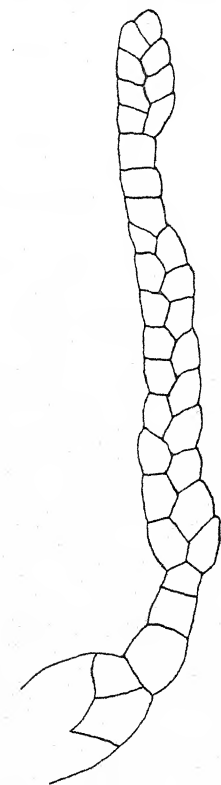


Fig. 217.

Abnorme Teilungsrichtung bei *Metzgeria furcata*: wiederholter Wechsel zwischen Zellfaden und zweireihiger Zellfläche.

Nach GÖBEL.

pole sich anhäufen ließ: die nachfolgende Teilung der Zellen erfolgte nicht in der Mitte, vielmehr zeigte sich die Querwand nach dem substanzreichen Pol der Zellen hin verschoben⁵⁾.

1) SCHOSTAKOWITSCH, Über die Bedingungen der Konidienbildung bei Rußtaupilzen (Flora 1895, **81**, 376).

2) GÖBEL, Archegoniatenstudien VIII (Flora 1898, **85**, 69).

3) NĚMEC, Üb. die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- u. Zellteilung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 645). Das Problem des Befruchtungsvorganges usw. 1910, 11 ff.: dort weitere Literaturangaben.

4) KLEBS, a. a. O. 1896, 288.

5) MOTTIER, The effect of centrif. force upon the cell (Ann. of bot. 1899, **13**, 325).

Ähnliche Beobachtungen an *Spirogyra* hat NATHANSOHN¹⁾ (nach Ätherbehandlung) gesammelt; Abtrennung abnorm kleiner Tochterindividuen an Trypanosomen (nach Zusatz sehr geringer Mengen Säure) hat PROWAZEK²⁾ beschrieben.

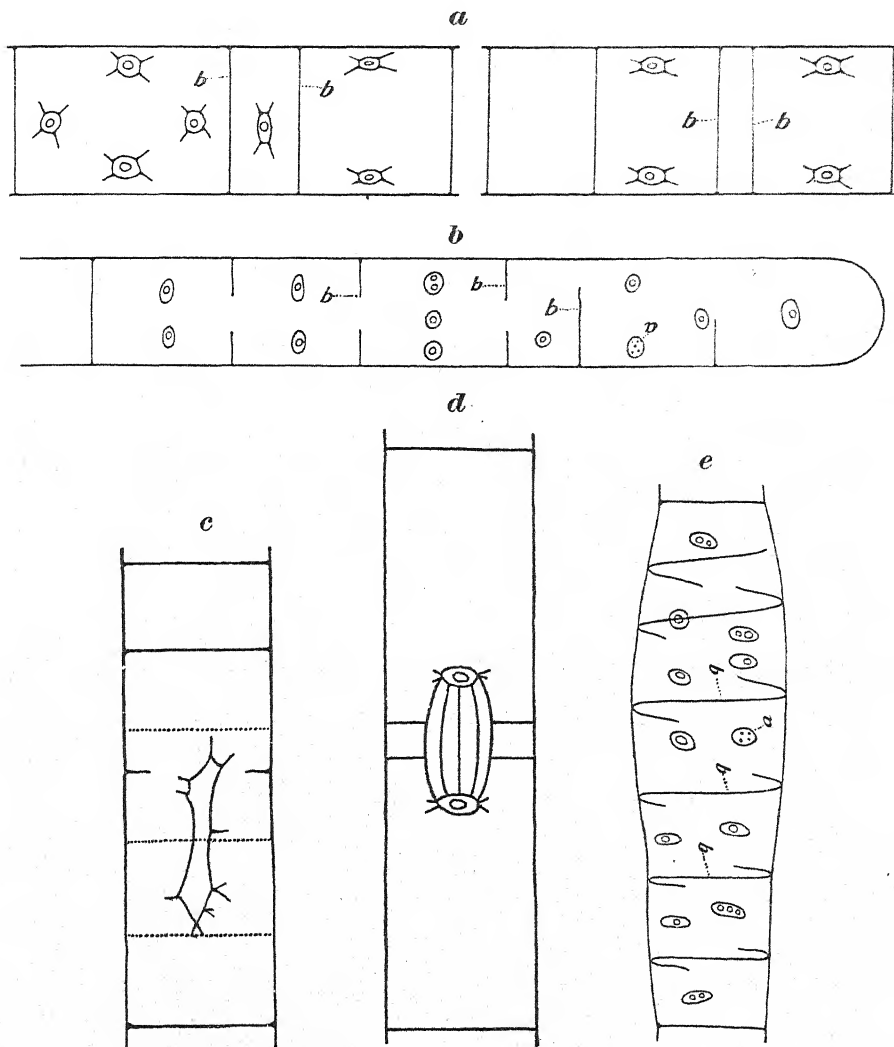


Fig. 218.

Abnormer Kerngehalt, abnorme Teilungen und Querwandbildungen: Zellen von *Spirogyra*; *a* es entstehen breite und sehr schmale, zum Teil kernlose Zellen, *b* vielkernige Zelle, in der sich mehrere unvollkommene Septen gebildet haben, *c* und *d* Bildung von mehreren Querwänden bei einer Kernteilung, *e* vielkernige Zelle mit wendeltreppenähnlichem Septum. Nach WISSELINGH.

1) NATHANSOHN, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **35**, 48).

2) v. PROWAZEK, Einfluß von Säurelösungen niedrigster Konzentration auf die Zell- und Kernteilung (Arch. f. Entwicklungsmechanik 1908, **25**, 643).

Besonders sinnfällig werden die Folgen inäqualer Zellteilungen dann, wenn die Verteilung leicht wahrnehmbarer Inhaltskörper, wie der Zellkerne oder der Chromatophoren, vom Normalen abweicht.

Des zellenphysiologischen Interesses wegen hat die Frage bereits wiederholt Bearbeitung erfahren, ob auf dem Wege experimentell erzeugbarer qualitativ-inäqualer Zellteilung auch kernlose Zellen, wie sie bei Konjugatenfäden gelegentlich auch in der Natur gefunden werden, zustande kommen können, ohne daß gewaltsame Eingriffe auf die Zellen gewirkt hätten.

GERASSIMOFF fand, daß in den Zellen der Spirogyren die Lage des Zellkerns zwar die Lage der künftigen Querwand bestimmt, und daß die Bildung der letzteren beginnt, wenn der Teilungsprozeß des Zellkerns angefangen hat. Durch Anwendung niedriger Temperaturen oder durch Behandlung mit anästhetischen Mitteln (Ather u. dgl.) gelingt es nun, den sich teilenden Zellkern derart zu verschieben, daß nach Fertigstellung der Querwand beide Tochterkerne in derselben Tochterzelle liegen, und die andere kernlos bleibt¹⁾.

Inäquale Teilungen von großer Mannigfaltigkeit hat WISSELINGH beschrieben²⁾. Er zentrifugierte *Spirogyra*-Zellen und sah, daß die dadurch veranlaßten Massenverlagerungen auf die Verteilung des Zelleninhalts bei den nächstfolgenden Teilungen unmittelbar und mittelbar den größten Einfluß gewinnen können; das Stadium, in welchem der Kernteilungsprozeß zur Zeit der Zentrifugenbehandlung sich befindet, bestimmt in hohem Maße das Resultat der nächsten Zellteilungen; WISSELINGH sah, „wenn das Zentrifugieren während der Karyokinese eintrat, oder wenn dieselbe bald nach dem Zentrifugieren stattfand, daß neben kernlosen Zellen zweikernige entstanden. Wenn die Teilung später eintrat, bildeten sich gewöhnlich zwei unvollkommene Querwände, und wenn sie noch später stattfand, bildeten sich oft zwei Kerne ungleicher Größe mit einer verschiedenen großen Chromatophorenmasse“. Auch vollständig chloroplastenfreie Zellen konnte WISSELINGH erzielen. — Die verschiedenen Teilungsanomalien, die der Kernteilung folgen, führen, wie WISSELINGH ferner zeigte, auch bei den später noch folgenden Teilungsschritten zu allerhand Abnormitäten; so z. B. folgt der Bildung einer unvollkommenen, in ihrem Foramen den vergrößerten Zellkern umfassenden Querwand fast immer eine Teilung, bei der gleichzeitig zwei Querwände entstehen³⁾, vgl. Fig. 218 a—d.

Nach TERNETZ entstehen chromatophorenfreie Euglenen dadurch,

1) GERASSIMOFF, Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle (Bull. Soc. imp. Naturalistes de Moscou 1901, Nr. I u. II); Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse (Zeitschr. f. allg. Phys. 1902, 1, 220); Über die kernlosen und die einen Überschuß an Kernmasse enthaltenden Zellen bei *Zygnema* (Hedwigia 1905, 44, 50) u. a.; NATHANSOHN, a. a. O. 1900, 48.

2) v. WISSELINGH, Zur Physiologie der *Spirogyra*-Zelle (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. I 1909, 24, 133); Über den Nachweis des Gerbstoffes in den Pflanzen und über seine physiologische Bedeutung (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. I, 1915, 32, 155, 209 ff.); weitere Literaturangaben namentlich bei KÜSTER, Experim. Physiol. d. Pflanzenzelle (ABDERHALDENS Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil 1, Lief. 134, 1924, 961, 996).

3) WISSELINGH, a. a. O. 1908, 163. Auf die zahlreichen anderen von WISSELINGH beschriebenen Anomalien kann hier im einzelnen nicht eingegangen werden.

daß bei der Teilung monoplastischer oder chloroplastenarmer Individuen eine der beiden Tochterzellen leer ausgeht¹⁾.

Die Entwicklung mancher Spaltöffnungsapparate, die normalerweise durch streng innegehaltene Zellteilungsfolge gekennzeichnet wird, läßt sich durch Eingriffe verschiedener Art stören: Teilungsanomalien, durch welche abnorm gekrümmte Querwände, abnorm gelagerte und geformte Tochterzellen entstehen, lassen sich z. B. an den Blättern von *Tradescantia fluminensis* durch Wundreize²⁾ hervorrufen (Fig. 219). Die von NĚMEC³⁾ durch Chloralhydratbehandlung hervorgerufenen Teilungsanomalien lassen (Fig. 220) große Tochterzellen neben ganz kleinen, normal gestaltete neben uhrglasförmig herausgeschnittenen, unvollkommene Querwände neben vollkommenen in merkwürdig reicher Mannigfaltigkeit entstehen; nicht nur die Masse des gesamten Zellinhalts, sondern auch die auf die Tochterzellen sich verteilende Kernsubstanz kann außerordentlich ungleich ausfallen.

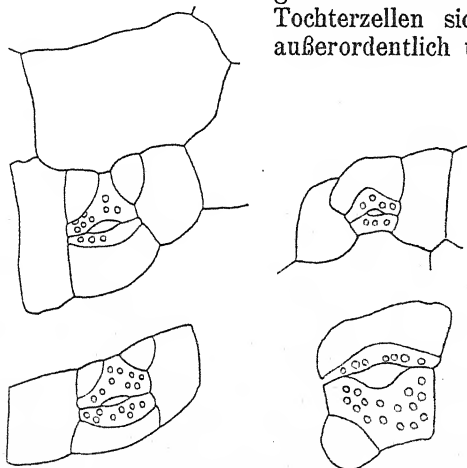


Fig. 219.

Teilungsanomalien. Abnorme Zellenformen in der Epidermis von *Tradescantia fluminensis* nach Trauma.

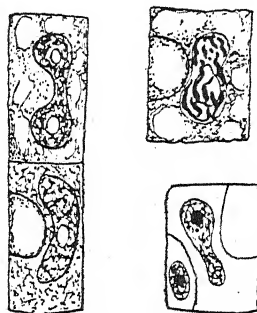


Fig. 220.

Teilungsanomalien. Abnorme Zell- und Kernformen aus den Wurzelspitzen von *Vicia faba* nach Chloralhydratbehandlung. Nach NĚMEC.

Handelt es sich um Teilungen, welche normalerweise mehr oder minder deutlich verschiedene, an Masse und Qualität des Inhalts einander ungleiche Tochterzellen trennen, so kann durch schädigende Einflüsse das Zustandekommen dieser Mannigfaltigkeit inhibiert werden, und ein Paar gleicher oder nahezu gleicher Zellen entstehen. NĚMEC beobachtete, daß Pollenkörner (*Larix decidua*) nach Behandlung mit Chloroform abnormerweise sich in zwei gleiche Zellen teilen können⁴⁾.

Schließlich wäre noch die Möglichkeit zu erörtern, daß die bei der abnormen Teilung entstehenden Tochterzellen sich voneinander zwar ebenso unterscheiden wie die normal entstandenen, aber ihre Lage zueinander

1) TERNETZ, Beitr. z. Morph. u. Phys. d. *Euglena gracilis* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, **51**, 435, 499). PASCHER, Fusionsplasmodien bei Flagellaten usw. (Arch. f. Protistenkunde 1916, **37**, 31; betrifft chloroplastenfreie Tochterindividuen von *Myxochrysis paradoxa*).

2) Vgl. auch Fig. 177.

3) NĚMEC, a. a. O. 1910, 11 ff.

4) NĚMEC, a. a. O. 1910, 211.

von der normalen abweicht. Wie seit STRASBURGER bekannt, entstehen bei den Blättern vieler Monokotyledonen die Spaltöffnungsmutterzellen am apikalen Pol der sich teilenden Epidermiszellen. MIEHE¹⁾ ist es gelungen, diese „Polarität“ umzukehren, derart, daß am basalen Ende der Epidermiszellen die Spaltöffnungsmutterzellen entstanden. Teilungen dieser Art, welche MIEHE am einfachsten dadurch erhielt, daß er durch Zentrifugenbehandlung den Zellkern gewaltsam an das basale Ende der Epidermiszellen schleuderte und dieses zum Schauplatz des Kernteilungsprozesses machte, — sind abnorm insofern, als die Trennung ungleich groß und ungleich veranlagter Zellen im entgegengesetzten Sinne erfolgt als bei ungestörter Entwicklung.

Eine besondere Bedeutung für die Fragen der pathologischen Anatomie haben diejenigen Fälle anomaler Zellteilung und anomaler Inhaltsverteilung, in welchen die nach einer solchen entstandenen Schwesterzellen durch wiederholte Teilungen gleichartig anomal ausgestaltete und anomal veranlagte Nachkommenschaft erzeugen.

Da bei Einzellern die Zellteilung gelegentlich Individuen entstehen läßt, welche ohne Plastiden ihr Dasein führen, ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß von solchen sich eine plastidenfreie Nachkommenschaft bei Kultur unter geeigneten Bedingungen erziehen läßt. Vielleicht gelingt es künftigen Bemühungen, auch in den Geweben der Metaphyten solche chromatophorenfreie Zellgruppen experimentell hervorzurufen.

Mit den panaschierten Pflanzen würden Organismen dieser Art hinsichtlich ihrer Zeichnung freilich nur eine äußerliche Ähnlichkeit in Anspruch nehmen können; denn bei letzteren sind alle Zellen, auch die blassen, mit Chromatophoren versehen. Gleichwohl darf mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß auch die Entstehung der für panaschierte Pflanzen charakteristischen Zeichnung auf inäquale Teilungen zurückgeht (s. o. p. 37), bei welchen zwar nicht plastidenhaltige und plastidenfreie Schwesterzellen nebeneinander entstehen und nebeneinander grüne und blasser Areale zustande bringen, wohl aber Schwesterzellen von ungleicher Veranlagung aus einer Zellteilung hervorgehen, die unter gleichen äußeren Bedingungen sich hinsichtlich der Ausbildung ihres Chromatophorenbesitzes verschieden verhalten. Derartige inäquale Teilungen unter dem Mikroskop festzustellen, ist bisher nicht gelungen; es muß daher neben der soeben behandelten die andere Möglichkeit berücksichtigt werden, daß zwar die nebeneinander liegenden verschiedenfarbigen Areale eines panaschierten Blattes zwei verschiedenartig begabten Schwesterzellen ihre Entstehung verdanken, daß aber diese Ungleichheit nicht auf erbungleiche Verteilung zurückzuführen ist, sondern auf irgendwelche in der näheren oder ferneren Umgebung der Zellen wirksamen Bedingungen, welche die Entwicklung der Schwesterzellen in verschiedene Bahnen gelenkt haben²⁾.

Bei hybriden Pflanzen sind Zeichnungen, welche der sektorialen oder marmorierten und pulverulenten Panaschierung in allen Stücken entsprechen, nicht selten; besonders lehrreich ist das Verhalten der Blätter bunter

1) MIEHE, Üb. Wanderungen des pflanzl. Zellkernes (Flora 1901, **88**, 105).

2) Über inäquale Teilungen ist zu vergleichen HACKER, Allgem. Vererbungslehre 1911, 207; KÜSTER, Üb. Mosaikpanaschierung u. vergleichbare Erscheinungen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1918, **36**, 54); NOACK, K. L., Entwicklungsmechan. Studien an panaschierten Pelargonien usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, **61**, 459).

Formen des *Coleus hybridus*¹⁾, deren Anthozyanzeichnung zuweilen eine mosaikartige Felderung der Blätter bewirkt (Fig. 221). Sowohl die Epidermis wie das Grundgewebe haben eigene Mosaikfelderung (Fig. 222 a), und bei vielen Sorten kommen zu den Arealen, deren Zellen durchweg rote Färbung aufweisen, noch andere ebenfalls scharf umrissene Areale, welche nur feine rote Sprenkelung zeigen — durchaus den Bildern entsprechend, die von manchen pulverulent panaschierten Pflanzen her bekannt sind (s. o. Fig. 18). Noch andere *Coleus*-Spielarten weisen scharf umrissene Blattareale auf, in welchen nur die Leitbündel Anthozyan entwickeln (Fig. 222 b). Die Veranlagungen der Stücke, aus welchen sich die mosaikähnlich gefelderten *Coleus*-Blätter zusammensetzen, können sich demnach in mannigfaltigster Weise abstufen und unterscheiden.



Fig. 221.

Mosaikartige Felderung: *Coleus hybridus*, Blattspitze. Die verschiedenartige Anthozyanfärbung benachbarter Areale ist durch schwarze Füllung und durch Schraffierung wiedergegeben.

Dieselben Verteilungsfiguren, die an marmorierten panaschierten Arten und ebensolchen *Coleus*-Blättern sichtbar sind, beschreibt WINKLER²⁾ für das von ihm kultivierte *Solanum nigrum gigas*: hier und da sind Blattfelder wechselnder Größe zur Normalform zurückgeschlagen; die *gigas*-Areale unterscheiden sich von den der Normalform durch dickere, lederartige Beschaffenheit und dunklere Grünfärbung.

In allen bisher erwähnten Fällen unterscheiden sich benachbarte Anteile des Pflanzenkörpers durch ihre Farbigkeit; daher ist der Mosaikaufbau jener Pflanzen sofort leicht zu erkennen. Vielleicht sind die hypothetischen inäqualen Zellteilungen, welche zu einer Entmischung der in einer Zelle vereinigten Anlagen führen oder auf anderem Wege eine abweichende Kombination der Anlagen in einer der beiden Schwesterzellen

1) Vgl. KÜSTER, Die Verteilung d. Anthozyans bei *Coleus*-Spielarten (Flora 1917, **110**, 1, 12, 18).

2) WINKLER, H., Üb. d. experim. Erzeugung v. Pfl. mit abweichenden Chromosomenzahlen (Zeitschr. f. Bot. 1916, **8**, 417, 447 ff.).

zustande kommen lassen, im Pflanzenreich weiter verbreitet als die Seltenheit mosaikähnlicher Farbmischungen erwarten läßt; denn es muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß auf inäquale Teilungen gelegentlich die Ausbildung von Anteilen und Gewebearealen zurückzuführen wäre, die sich durch andere Eigenschaften als ihre Farbigkeit, vielleicht durch schwer diagnostizierbare Eigenschaften unterscheiden. Ich erinnere in diesem Zusammenhang an einen Befund NĚMEC': dieser sah in Wurzelspitzen von *Ricinus borboniensis* die Pleromzellen bei mäßig starker

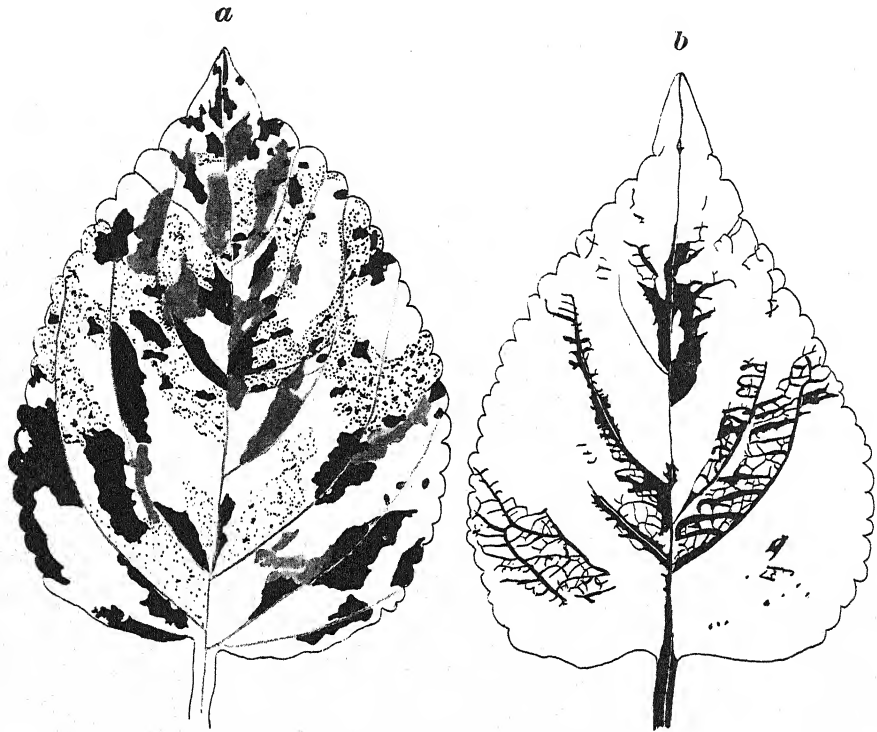


Fig. 222.

Mosaikartige Färbung: *Coleus hybridus*. *a* Blatt mit roten Arealen in der Epidermis (schwarz gefüllt), roten Arealen im Grundgewebe (dunkel getont) und rotgesprenkelten Arealen in der Epidermis; *b* Blatt mit oberseitig sichtbaren Rotaderungsfeldern; oben an der Mittelrippe ein gleichmäßig rotgefärbtes Areal.

Zentrifugenbehandlung sich verschieden verhalten; nicht alle Zellen zeigten zentrifugale Plasma- und Kernverlagerungen, sondern hier und da zentripetale Häufung. „Solche Zellen treten nicht isoliert auf, vielmehr bilden sie kurze Streifen, woraus zu folgern ist, daß in mehreren Zellen, die wahrscheinlich nahe verwandt sind, ähnliche Bedingungen in bezug auf die Orientierung des Zellkernes realisiert sind“¹⁾ (Fig. 223); die sich abweichend verhaltenden Zellen hält NĚMEC für die Nachkommenschaft einer Mutterzelle.

1) NĚMEC, B., D. Problem d. Befruchtungsvorgänge 1910, 143.

Wir kommen hiernach zu der letzten Gruppe der qualitativen Teilungsanomalien oder zu denjenigen Fällen, in welchen die Mechanik der Zellteilung grundsätzlich sich von der normalen unterscheidet, und die Septierung einer Zelle auf andere Weise vor sich geht als bei der normalen Ontogenese. Wenn diese Fälle sich auch am auffälligsten von den Vorgängen der normalen Histogenese unterscheiden, so spielen sie andererseits für das Zustandekommen abnormer Gewebeformen nur eine untergeordnete Rolle — offenbar deswegen, weil die Mehrzahl der hier in Betracht kommenden Anomalien den Charakter des Degenerativen besitzt, und in ähnlicher Weise wie bei den soeben erwähnten kernlosen Zellen und kernlosen Kammern Elemente von verminderter Lebensfähigkeit bei ihnen zustande kommen.

Einen bemerkenswerten Vorgang abnormer Zellteilungen, bei welchen ohne Zutun der Karyokinese oder des Zellkernes überhaupt eine Quer-

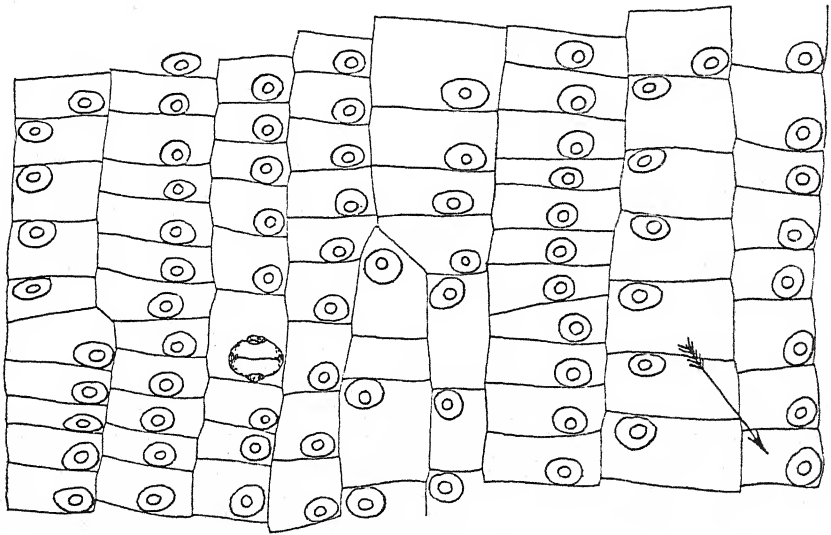


Fig. 223.

Anomales Verhalten gegenüber der Zentrifugenwirkung; Plerom der Wurzelspitzen von *Ricinus horboniensis*. Der Pfeil gibt die Richtung der Fliehkraft an.
Nach NĚMEC.

wand gebildet, und — da der Kern untätig bleibt — von einkernigen Zellen eine kernlose Tochterzelle abgetrennt wird, hat HABERLANDT beschrieben. Nach Einwirkung plasmolysierender Mittel und nachfolgender Deplasmolyse bilden sich in den Zellen der Blätter von *Helodea densa* an beliebigen Stellen der Zellen Plasmaplatten und in diesen Zellulosewände (Fig. 224). Am stärksten scheint die Fähigkeit zu solchen Teilungen in den Blattrandzähnen entwickelt zu sein: von den Zähnen eines jungen Blattes fand HABERLANDT 23 geteilt, 5 ungeteilt, 3 tot, in einem älteren 12 geteilt, 13 ungeteilt, 2 tot. *Helodea densa* ist geeigneter als *H. canadensis*.

Derselbe Teilungsmodus wurde von HABERLANDT bei Haaren von *Coleus Rehneltianus*, *Pelargonium* u. a. festgestellt, ferner in Epidermis-

zellen von *Allium cepa*. Bei manchen Objekten scheint der Zellkern (nach HABERLANDT) Einfluß auf die Lage der neuen Querwand zu haben¹).

HABERLANDT vergleicht die von ihm gefundenen Zellteilungen mit den von REINHARDT in den Wurzelhaaren von *Lepidium* beobachteten „Membrankappen“. Neuer Untersuchungen wird es bedürfen, um klarzulegen, in welchen Punkten die von den beiden Autoren beschriebenen Zellteilungsprozesse übereinstimmen²). Die bei Regenerationsvorgängen

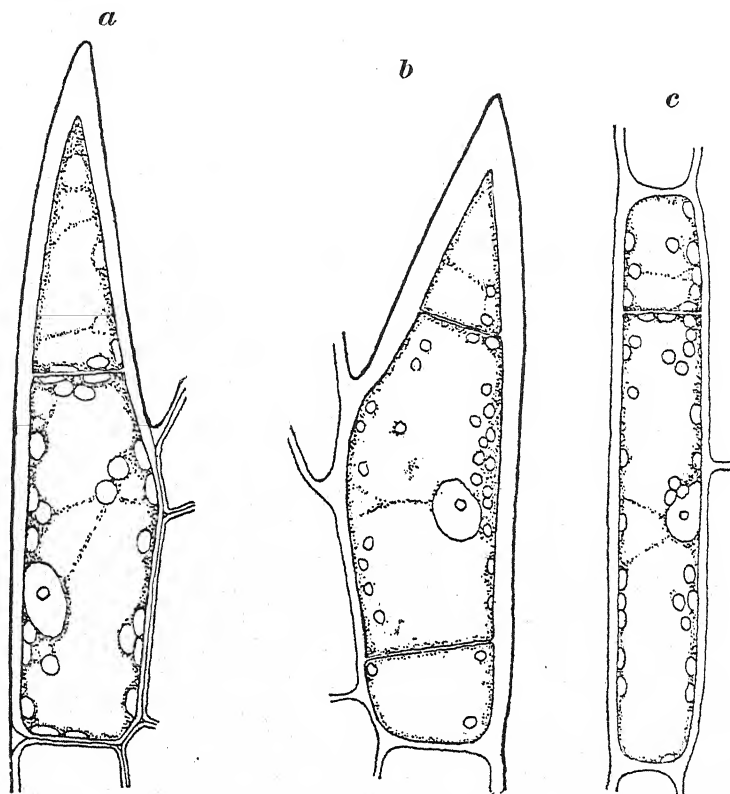


Fig. 224.

Abnorme Zellteilung ohne Beteiligung des Zellkernes (*Helodea densa*);
 a Blattzahn nach Plasmolyse (9% Glukose) und Kultur in KNORSCHER Nährlösung,
 später in Leitungswasser; oben hat sich eine kernlose Zelle gebildet. b ebenso, es sind
 zwei kernlose Zellen entstanden. c Randzelle mit Teilung am apikalen Pol. Nach
 HABERLANDT.

auftretenden Kappenbildungen und Kammerungen führen wohl in erster Linie zur Trennung toter oder absterbender Plasmaanteile von lebens-

1) HABERLANDT, Zur Physiol. d. Zellteilung, 3. Mitt. Über Zellteilungen nach Plasmolyse (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1919, 322); ebenso 4. Mitt. (ibid. 1919, 721); ebenso 5. Mitt. (ibid. 1920, 323); Wundhormone als Erreger von Zellteilungen (Beitr. f. allg. Bot. 1921, 2, 1). Vgl. auch TISCHLER, G., Allgem. Pflanzenkaryologie 1921/22, 191 ff.

2) REINHARDT, D. Wachst. d. Pilzhypen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, 23, 558); HABERLANDT, 4. Mitteilung, a. a. O. 1919, 731.

kräftigen (vgl. Fig. 113), und es wäre zu prüfen, ob auch bei den von HABERLANDT beobachteten Fällen vielleicht eine lokale Schädigung der Protoplasten ihrer kinesi-freien Trennung vorausgeht¹⁾. Als Kappenbildung im hier gekennzeichneten Sinne sind wohl auch die von PORTHEIM und LÖWI²⁾ beschriebenen Pollenschlauchteilungen aufzufassen (Fig. 225).

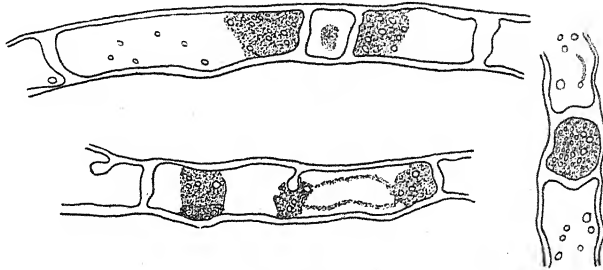


Fig. 225.

Kammerung der Zellen durch Kappenbildung. Pollenschläuche von *Amaryllis*-sp. in 20%iger Rohrzuckerlösung. Nach PORTHEIM u. LÖWI.

Einen weiteren anomalen Teilungsmodus, der sich allem Anschein nach ohne Mitwirken der Zellenkerne abspielt, hat HORN für Oomyzeten beschrieben: Fäden von *Achlya polyandra* können bei Behandlung mit oligodynamischen, schwach Cu-haltigen Lösungen zur „freien Zellenbildung“ schreiten und in ihrem Lumen freie, umhütete Zellen entwickeln³⁾ (vgl. Fig. 226).

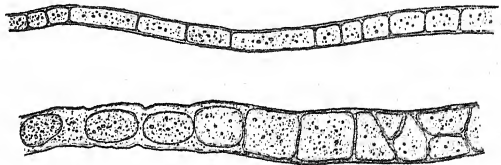


Fig. 226.

Teilungsanomalien. Oben ein durch typische Querwände septierter Faden von *Achlya polyandra*, unten „freie“ Zellbildung in einem solchen.

Nach HORN.

Wollten wir auch nach den Anomalien in der Mechanik der Karyokinese fragen, so würden wir eine Fülle von Abweichungen in der Bildung der Chromosome, in ihrer Verlagerung, in der Ausbildung des achromatischen Apparates, in dem Aufbau der Tochterkerne anführen können. Wir wissen, daß Außenweltbedingungen der verschiedensten Art Einfluß auf die Einzelvorgänge der Mitosen haben, daß abnorme Temperatur, mechanischer Zug und Druck, Behandlung mit Giften verschiedenster Art die Mechanik der Kernteilung beeinflussen können, daß ferner aber auch die durch „innere“ Bedingungen veranlaßten Störungen im Stoffwechsel der Zelle — Wirkungen des Alters, Folgen der Hybridität usw. — Teilungsano-

1) Über Bildung von Membranen über toten Protoplasmaanteilen s. o. p. 162.

2) PORTHEIM & LÖWI, Unters. üb. d. Entwicklungsfähigkeit d. Pollenkörner in verschied. Medien (Österr.-Bot. Zeitschr. 1909, **59**, 134). Ist mit diesen Befunden die von BENNETT beschriebene septierte *Vaucheria* zu vergleichen? (BENNETT, A. W., Non-sexual propagation and septation of *Vaucheria*. Ann. of bot. 1892, **6**, 152).

3) HORN, Experim. Entwicklungsänderungen bei *Achlya polyandra* DE BARY (Ann. mycol. 1904, **2**, 207). — SORAUER will bei der Entstehung hyperhydrischer Gewebe freie Zellenbildung beobachtet haben (Die Schleimkrankh. v. *Cyathea medullaris*, Ber. d. D. Bot. Ges. 1912, **30**, 42).

malien der verschiedensten Art hervorrufen. Trotz der umfang- und erfolgreichen Arbeit, die solchen Fragen bereits gewidmet worden ist¹⁾, ist eine zusammenfassende Pathologie der Karyokinese auch heute noch nicht zu geben. Da überdies zytologische Fragen außerhalb unseres Stoffgebietes liegen, wird es genügen, auf einige dem letzteren besonders nahe liegenden Fälle zu verweisen.

Amitosen sehen wir in alternden Zellen, welchen keine Teilung mehr bevorsteht, die typische Karyokinese ersetzen. Bei der Unmöglichkeit, bei Pflanzen zwischen „physiologischen“ Alterserscheinungen und typisch-pathologischen Prozessen eine scharfe Grenze zu finden, muß auch der in alten Internodien von *Tradescantia*, in den langen Gliederzellen der Charazeen, den Tapetenzellen der Antheren, in den Antipoden mancher Familien (z. B. Ranunkulazeen) und anderen Zellen auftretenden Amitosen hier gedacht sein. STRASBURGER²⁾ hat die Meinung vertreten, daß die amitotisch sich teilenden Kerne der Charen usw. durchaus lebenskräftige Gebilde seien.

Wiederholt hat man nach abnormen Kinesen und nach Amitosen in den Zellen abnormer Gewebe gesucht. Nach TISCHLER finden sich Amitosen in den vielkernigen Zellen (Fig. 210 b), die in Älchengallen zu enormer Größe heranwachsen können, — auch hier also in Zellen, welche keine Teilungen mehr erfahren³⁾. Die Bemühungen, Amitosen in meristematischen Zellen — gleichsam als Ersatz für die normale Karyokinese — nachzuweisen, sind bisher erfolglos geblieben; weder nach Trauma [Kallusgewebe⁴⁾] noch in den von GERASSIMOFF und NATHANSOHN unter den Einfluß niedriger Temperaturen oder anästhetischer Mittel gebrachten Zellen⁵⁾ sind Amitosen, die manche Autoren zu sehen glaubten, mit Sicherheit festzustellen gewesen. Daß man wiederholt Amitosen zu finden gemeint hat, hängt offenbar damit zusammen, daß in den Zellen abnormer Gewebe die Karyokinesen keineswegs immer normal ablaufen, und dabei zuweilen amitosenähnliche Bilder („Pseudoamitosen“) zustande kommen.

Große Mannigfaltigkeit zeigen diejenigen Anomalien, bei welchen mehr als zwei Tochterkerne entstehen, indem während der Phase der Polwanderung einzelne versprengte Chromosomen oder Chromosomgruppen liegen bleiben, und aus ihnen kleine Sonderkerne werden. TISCHLER beob-

1) TISCHLER, G., Allgem. Pflanzenkaryologie (LINSBAUERS Handb. d. Pflanzenanat. 2), 1921/22, 425 ff.

2) STRASBURGER, Üb. Charazeen u. Amitose (Festschr. f. WIESNER 1908, 24; dort auch weitere Literaturangaben).

3) TISCHLER, Üb. *Heterodera*-Gallen an d. Wurzeln v. *Circaea lutetiana* L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, 19, [95]).

4) Vgl. MASSART, La cicatrisation chez les végétaux (Mém. cour. Acad. Belgique et autr. mém. 1898, 57, 44); NATHANSOHN, Physiol. Unters. üb. amitotische Kernteilung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, 35, 48); SCHÜRHOFF, D. Verhalten d. Kerns im Wundgewebe (Beih. z. bot. Zentralbl. 1906, 19, 359); NĚMEC, Stud. üb. Regeneration, Berlin 1905; OLUFSEN, Unters. üb. Wundperidermbildung bei Kartoffelknollen (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. I, 1903, 15, 269); TISCHLER, a. a. O. 1921/22.

5) GERASSIMOFF s. o. S. 328; NATHANSOHN, a. a. O. 1900; v. WISSELINGH, Üb. abnormale Kernteilung (Bot. Zeitg. 1903, Abt. I, 61, 201). NĚMEC erörtert, ob die amitosenähnlichen Figuren durch Verschmelzung oder nachbarliche Lagerung mehrerer in einer Zelle vorhandener Kerne zustande kommen können (Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 233); weitere Literatur bei TISCHLER, a. a. O. 1921/22. — Über abnorme Teilungsfiguren in hyperhydrischen Geweben hat WÓYCICKI einige Angaben gemacht (Zur Zytologie d. hyperhydr. Gewebe bei *Solanum tuberosum* L., Sitzungsber. Warschauer Ges. Wiss. 1920, Lief. 5, 219).

achtete, daß beim Bananenpollen auf diese Weise bis zehn verschieden große Teilkörner anstatt einer Tetrade entstehen können¹⁾. —

Abnorme Kernteilungen, die zur Produktion abnormer, aber zu kräftiger Entwicklung fähiger Zellen und Gewebe führen, und die insbesondere für die pathologische Histogenese größte Bedeutung haben, sind die von v. WETTSTEIN beschriebenen.

Diesem gelang es, die Reduktionsteilungen, die der Bildung haploider Sporen vorausgehen, durch künstliche Eingriffe zu beeinflussen, indem er in *Funaria*-Kapseln giftige Lösungen — namentlich 0,01% Chloralhydrat und 1% KNO_3 — einführte. Je nach der Zell- und Kernteilungsphase, die von dem Eingriff betroffen wurde, war die Wirkung verschieden: während der Synapse ist anscheinend jeder Eingriff tödlich; zwischen Diakinese und Interkinese wird ein unregelmäßiges Auseinanderweichen der Chromosome bewirkt; die Stadien der zweiten Teilung können vollständig rückgängig gemacht werden, so daß statt einer Vierergruppe haploider Sporen zwei bivalente Sporen entstehen. Bei noch später einsetzender Störung kommt es zu einem Verleben der vier Sporen, zur Bildung gemeinsamer oder unvollkommener Wände und zweikerniger Sporen²⁾.

Anomalien in der Teilung der Chromatophoren sind unter abnormen Umständen leicht zu beobachten. In den Zellen von *Zygnema*-Fäden, die mehrere Wintermonate hindurch in Kultur gehalten worden waren, sah ich die Chromatophoren sich mehrfach teilen, so daß neben den zwei von der normalen *Zygnema*-Zelle her bekannten, großen, sternförmigen ein oder mehrere kleine, frisch-grüne, meist wandständige Chloroplasten sich zeigten. An Objekten verschiedener Art läßt sich beobachten, daß unter abnormen Lebensverhältnissen der Teilung der Chlorophyllkörner die Bildung einer deutlichen, mehr oder minder breit und stattdlich entwickelten, farblosen oder schwach-grünen Mittelzone vorausgeht³⁾. —

* * *

Bevor wir uns zur Besprechung der quantitativen Teilungsanomalien wenden, d. h. derjenigen abnormen Teilungen, durch welche eine abnorme Vermehrung der Zellenzahl erreicht wird, ist darauf hinzuweisen, daß in nicht wenigen Fällen abnorme Teilungen unfertig bleiben, indem die Zellkerne sich teilen, aber zwischen den Tochterkernen sich keine trennenden Querwände bilden, so daß vielkernige Zellen entstehen. Da diese durch ungewöhnliche Größe ausgezeichnet sind, wollen wir bei ihnen von vielkernigen Riesenzellen sprechen. Dieser Terminus soll andeuten, daß es sich bei den uns hier interessierenden Gebilden um die Produkte einer das Maß des Normalen überschreitenden Wachstumstätigkeit und Zellkernproduktion handelt — während bei den früher behandelten Beispielen für die Bildung vielkerniger Elemente weder das Zellenwachstum noch die Produktion der Zellkernsubstanz abnorm stark war — und abnorm ledig-

1) Vgl. TISCHLER, Unters. üb. d. Entwickl. des Bananenpollens I (Arch. f. Zellforschung 1910, 5, 622); weitere Literatur bei TISCHLER, a. a. O. 1921/22.

2) WETTSTEIN, F. v., Morph. u. Phys. d. Formwechsels d. Moose auf genet. Grundlage I (Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1924, 33, 1, 43). Von den histologischen Eigenschaften der aus bivalenten Sporen hervorgehenden Gametophyten wird im nächsten Kapitel noch die Rede sein.

3) KÜSTER, Beitr. z. Phys. u. Path. d. Pflanzenzellen (Zeitschr. f. allg. Phys. 1904, 4, 221).

lich das Ausbleiben der Querwandbildung (Fig. 285), so daß wir sie bei den Hypoplasien einzureihen hatten. — Daß in gar manchen Fällen die Trennung dieser Kategorie von jener auf Schwierigkeiten stoßen wird, ist klar; in anderen kommt die prinzipielle Differenz zwischen den beiden Gruppen deutlich zum Ausdruck.

Zu vielkernigen Riesenzellen können nur diejenigen Hypertrophien werden, bei welchen die Volumzunahme der Zellen nicht vorwiegend oder ausschließlich durch Membranwachstum und Wasseraufnahme zustande kommt, sondern mit einer reichlichen Vermehrung des Plasmagehalts verbunden ist. Bei Hypertrophien der ersten Art sind mir nur einkernige Formen bekannt. Nicht ausgeschlossen freilich scheint, daß künftige Untersuchungen bei diesen Wachstumsanomalien Degenerations- und Zerfallserscheinungen am Kerne werden nachweisen können; dagegen werden Vermehrung der Kernsubstanz und Teilung der Kerne auf dem Wege der Karyokinese vermutlich auf diejenigen Hypertrophien beschränkt bleiben, deren Protoplasma sich reichlich vermehrt.

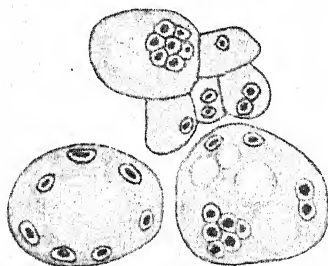


Fig. 227.

Vielkernige Riesenzellen
von *Basidiobolus ranarum*,
Nach RACIBORSKI.

Sehr oft zeigen sich vielkernige Riesenzellen in Gallen. In Gallen der verschiedensten Herkunft, in Milben-¹⁾ und Hemipterengallen²⁾, in Pilz- [*Albugo candida* auf *Capsella bursa pastoris*³⁾], Bakterien- (Fig. 228) und Schleimpilzgallen [*Sorosphaera veronicae* auf *Veronica*⁴⁾] sind zwei- oder mehrkernige Zellen gefunden worden. Ansehnliche Gruppen von Zellkernen sind in manchen Erineumhaaren nachgewiesen worden⁵⁾. Vor allem aber sind die Älchengallen (*Heterodera radicicola*), die an den Wurzeln der verschiedensten Wirtspflanzen auftreten und überall (*Coleus*, *Circaea*, *Plantago*, *Beta*,

Daucus, *Cucumis*, *Saccharum*) ähnliche innere Struktur erkennen lassen, durch den Kernreichtum ihrer Riesenzellen auffallend (vgl. Fig. 209 b). NEMEC fand in den Riesenzellen manchmal mehr als 500 Kerne (*Vitis gongylodes*).

1) MOLLIARD, Hypertrophie pathol. des cellules vég. (Rev. gén. de bot 1897, 9, 33); S. l. modif. histol. prod. dans les tiges par l'action des *Phytoptus* (C. R. Acad. Sc. Paris 1899, 129, 841; *Eriophyes obiones* auf *Obione pedunculata*); HOUARD, Sur une coléoptéroécidie du Maroc (Marcellia 1906, 5, 32; *Nanophyes* auf *Umbilicus*).

2) PRILLIEUX, Étude des altérations prod. dans le bois du pommier par les piqures du puceron langère (Ann. inst. agron. 1877, 2, 39). ZWEIGELT, FR., Blattlausgallen unter besond. Berücksichtigung d. Anat. u. Ätiologie (Zentralbl. f. Bakteriologie. Abt. II, 1917, 47, 408, 430 ff.).

3) V. GUTTENBERG, Beitr. z. physiol. Anatomie d. Pilzgallen. Leipzig 1905.

4) MAIRE & TISON, Nouv. rech. s. l. Plasmodiophoracées (Ann. mycol. 1911, 9, 226).

5) KÜSTER, Über die Gallen der Pflanzen (ABDERHALDEN'S Fortschr. d. naturw. Forschung 1913, 8, 115, 134). Weitere Literaturangaben bei KÜSTER, Gallen der Pflanzen, 1911. — Zweikernige Haare erzeugt nach LEEUWEN-RIJNVAAN (Beiträge zur Kenntnis der Gallen auf Java II; Über die Entwicklung einiger Milbengallen. Ann. jard. bot. Buitenzorg, sér 2, 1910, 8, 119) *Eriophyes Doctersi* auf *Cinnamomum zeylanicum*; abnorm große, gelappte Kerne oder solche, die sich bereits geteilt hatten, fand derselbe auch in Epidermiszellen von Milbengallen, die nicht zu Haaren ausgewachsen waren. Vielkernig fand ich z. B. die Erineumhaare, welche *Eriophyes vitis* auf den Blättern von *Vitis* erzeugt.

RUHLAND fand mehrkernige Riesenzellen bei der Gummosis der Amygdaleen¹⁾.

Im Experiment die Pflanzen zur Bildung abnormer mehrkerniger Zellen zu bringen, gelang auf verschiedenen Wegen. PRILLIEUX²⁾ beobachtete vielkernige Riesenzellen bei Keimpflanzen, die bei abnorm hoher Temperatur kultiviert wurden; allerdings ging die Zahl der Kerne selten über drei hinaus. NABOKICH³⁾ sah mehrkernige Zellen bei anaërobem Wachstum entstehen. Weiterhin erzielte RACIBORSKI⁴⁾ die Bildung vielkerniger Riesenzellen bei *Basidiobolus ranarum* durch Kultur des Pilzes bei 30° C in 10 % igem Glyzerin: zunächst folgen auf die Kernteilungen noch Zellteilungen, später bleiben die letzteren aus, und es entstehen (vgl. Fig. 227) Riesenzellen mit 2—20 Zellkernen⁵⁾.

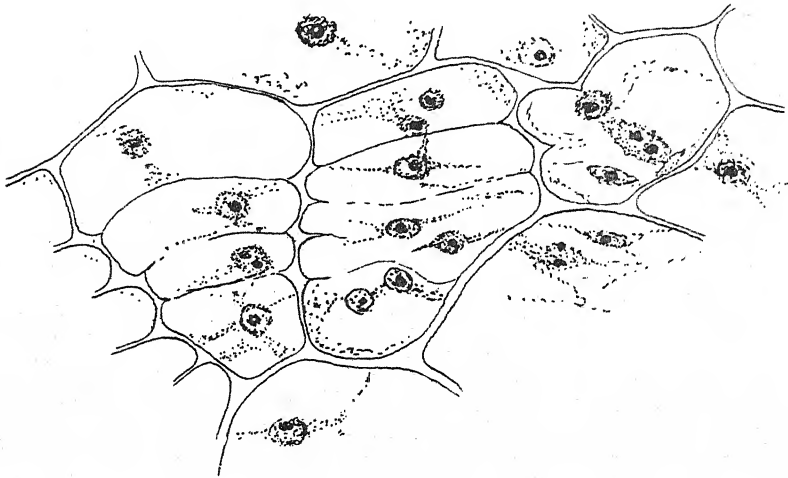


Fig. 228.

Vielkernige Riesenzellen, die im Begriff sind, sich in mehrere einkernige Zellen zu zerlegen. Teil des Querschnitts durch eine Wurzelkropfgalle. Nach TOUMEX.

Wir begnügen uns hier damit, das histologische Faktum der Mehrkernigkeit zu konstatieren und lassen die Frage offen, welche von den genannten mehrkernigen Zellen einem hypertrophischen Wachstum und welche einer Hemmung der Zellwandbildung ihre Entstehung verdanken. —

1) TREUB, Quelqu. mots s. l. effets du parasitisme de l'*Heterodera javanica* d. l. racines da la canne à sucre (Ann. Jard. bot. Buitenzorg 1887, **6**, 93); VUILLEMIN & LEGRAIN, Symbiose de l'*Heterodera radiculicola* avec l. pl. cultivées au Sahara (C. R. Acad. Sc. Paris 1894, **118**, 549); MOLLIARD, Sur quelq. caractères histolog. des cécidies prod. par l'*Heterodera radiculicola* (Rev. gén. Bot. 1900, **12**, 157); TISCHLER, Über *Heterodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, **19**, 95); RUHLAND, Z. Physiol. d. Gummibildung (Ber. d. D. bot. Ges. 1907, **25**, 302). NEMEC, Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. Berlin 1910, 151 ff.

2) PRILLIEUX, Altérations prod. d. l. plantes par la culture d. un sol surchauffé (Ann. Sc. Nat. Bot. 1880, sér. 6, **10**, 347).

3) NABOKICH, O., Über anaërobe Zellteilung (Ber. d. D. bot. Ges. 1904, **22**, 62).

4) RACIBORSKI, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum* (Flora 1896, **82**, 113).

5) Zahlreiche weitere Literaturangaben bei TISCHLER a. a. O. 1921/22, 212 ff.

Das Schicksal der mehrkernigen Zellen, insbesondere ihres Kernvorrates, kann sich verschieden gestalten. Entweder die Zahl der Kerne wird reduziert, indem alle Kerne der Riesenzellen zu einem großen Kern verschmelzen, oder doch wenigstens einige von ihnen fusionieren [Riesenzellen der Älchengallen von *Vitis gongylodes* u. a.¹⁾], — oder die Reduktion der Kernzahl erfolgt durch Degeneration eines Teils der Kerne; in den Erineumbaaren der Linde (*Eriophyes tiliae*) fand ich meist zwei Zellkerne, von welchen der eine gewöhnlich degeneriert war²⁾. Schließlich können vielkernige Zellen nachträglich sich teilen und durch Bildung von Querwänden in einkernige Elemente sich zerlegen; derartige Parzellierung (vgl. Fig. 228) beobachtete TOUMÉY an den crown-galls, dem Wurzelkropf, der die verschiedensten Holzgewächse — *Pirus*, *Prunus*, *Castanea*, *Populus*, *Juglans*, *Rubus* u. a. — befällt³⁾.

b) Quantitative Teilungsanomalien.

Wir wenden uns nun zu denjenigen Vorgängen abnormer Zellenteilung, bei welchen nicht die Einzelheiten des Teilungsprozesses selbst bereits abnorm zu nennen sind, sondern nur das Zustandekommen neuer Zellen überhaupt das abnorme Moment ausmacht (Hyperplasie).

Fast in allen Fällen geht der abnormen Zellvermehrung Vergrößerung der zur Teilung sich anschickenden Zellen voraus. Jedoch ist diese Volumenzunahme nicht unbedingt Erfordernis für nachfolgende abnorme Zellenfächerung. KLEBS hat beschrieben, daß *Mucor racemosus* durch Züchtung in Lösungen hoher Konzentration (Zucker, Glycerin, Kalium- oder Natriumnitrat) oder durch anaërobe Kultur zur Bildung eines septierten Myzels gebracht werden kann⁴⁾. Bei *Achlya polyandra* tritt Querfächerung der Hyphen bei Behandlung mit schwach kupferhaltigen Lösungen ein (vgl. Fig. 226, oberer Teil), wie HORN gezeigt hat⁵⁾; auch *Mucor mucedo* und *Rhizopus nigricans* bilden bei Kultur in giftigen Lösungen mehr oder minder reichlich Querwände.

Abnorme Teilungen ohne vorangehendes Wachstum lassen sich auch an den Zellen höherer Pflanzen beobachten. WINKLER hat beobachtet, daß an isolierten Blättern der *Torenia asiatica*, die als Blattstecklinge kultiviert werden, die Zellen der oberseitigen Epidermis sich lebhaft teilen, ohne daß zunächst Wachstum eintritt, und schlägt vor, derartige Zellenfächerung, der kein Zellenwachstum vorausgeht, als Furchung zu bezeichnen⁶⁾. Dieselben Furchungen machen die Epidermiszellen der *Begonia*-Blätter durch, aus deren Derivaten schließlich die Adventivbildungen der Blattstecklinge hervorgehen⁷⁾, sowie die Grundgewebszellen der Blätter

1) NĚMEC, a. a. O. 1910, 165 ff.

2) KÜSTER, a. a. O. 1913, 135.

3) TOUMÉY, An inquiry into the cause and nature of crown-gall (Arizona Exper. Stat. 1900, Bull. **33**, 51). Teilung der Riesenzellen wird vorgetäuscht, wenn — wie in einigen von NĚMEC beobachteten Fällen (a. a. O. 1910) — die Nachbarinnen der Riesenzellen thyllenartig in das Lumen der letzteren vorwachsen und es mit parenchymatischen Elementen füllen.

4) KLEBS, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, 512 ff.

5) HORN, a. a. O. 1904.

6) WINKLER, Üb. regenerative Sproßbildung auf den Blättern v. *Torenia asiatica* L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, **21**, 96).

7) HANSEN, Vergleich. Untersuch. üb. Adventivbildungen bei d. Pfl. (Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 1881, **12**).

vieler Pflanzen, die sich (vgl. oben p. 180) zur regenerativen Neubildung von Gefäßbündeln anschicken¹⁾. Ferner werden durch Verwundung die Kambiumzellen zur Furchung angeregt, die durch ihre Teilung die Bildung von parenchymatischem Wundholz einleiten (s. o. p. 113 ff.); auch jugendliche Gefäßanlagen (Wurzeln von *Allium cepa*) erfahren nach Trauma noch Furchungen (Fig. 229)²⁾. Ähnliche Vorgänge spielen sich auch in vielen Gallen vor der Bildung des parenchymatischen „Gallenholzes“ ab. Im Parenchym der Kartoffelknolle sah OLUFSEN³⁾ Furchung nach „Überreizung“ auftreten (s. o. p. 137 und Fig. 98), wie überhaupt bei Entstehung von Wundkork oder ihm ähnlichen Geweben das Wachstum der Zellen oft so gering ist, daß ihren wiederholten Teilungen gegenüber noch von Furchung gesprochen werden kann. Unter dem Einfluß des Wundreizes furchen sich die Zylinderzellen vieler Haare (s. o. Fig. 95), die Epidermiszellen, zuweilen sogar die Schließzellen. Regellos „gefurchte“ Pollenkörner beobachtete NĚMEC nach wiederholter Chloroformierung (*Larix decidua*)⁴⁾. Durch Furchung schließlich sah TOBLER die langgestreckten Zellen der in künstlicher Kultur gehaltenen Meeresalgen (*Dasya elegans* u. a.) in isodiametrische Stücke sich zerlegen⁵⁾.

In allen diesen Fällen sind die sich furchenden Elemente Zellen, deren Wände noch flächenwachstumsfähig sind und von dieser Fähigkeit auch in späteren Stadien der Ontogenese noch Gebrauch machen; darin unterscheiden sich die hier erwähnten Fälle von dem in Fig. 216 erläuterten Furchungsvorgang, da — wie bereits auseinanderzusetzen war — die Membranen von *Hormidium nitens* durch Kongorotfärbung unfähig zu weiterem Flächenwachstum geworden waren⁶⁾. —

Welche Faktoren die Richtung der Furchung bestimmen wird von Fall zu Fall zu prüfen sein. In den Kambiumzellen, deren Länge die Breite erheblich übertrifft, stehen die Furchungswände annähernd senkrecht zur Längsachse der Zelle. In lang zylindrischen Haarzellen sah HABERLANDT⁷⁾ die Furchung meist senkrecht zur Längsachse erfolgen; daneben traten aber auch schiefe Querwände auf, welche die Haarzellen den Protonemazellen ähnlich machten. Bei den früher besprochenen „Furchungen“ sind die

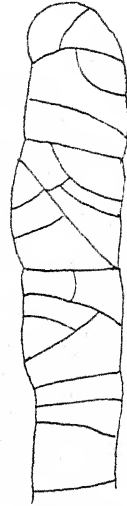


Fig. 229.

Furchung. Die Gefäßanlagen der Wurzeln von *Allium cepa* teilen sich nach Dekapitation der Wurzeln durch zahlreiche unregelmäßige Scheidewände. Nach NĚMEC.

1) FREUNDLICH, Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden (Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, **46**, 137).

2) NĚMEC, Studien üb. d. Regeneration. Berlin 1905, 219 ff.

3) OLUFSEN, Untersuch. üb. Wundperidermbildung an Kartoffelknollen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, **15**, 269).

4) NĚMEC, Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 208. Fig. 95.

5) TOBLER, Zerfall u. Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodamelazee (Ber. d. D. bot. Ges. 1902, **20**, 351); Üb. Eigenwachstum d. Zelle u. Pflanzenform (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 527).

6) Über die Rolle, welche Furchung in der normalen Ontogenie der Pflanzengewebe spielt, vgl. z. B. KÜSTER, Aufgaben u. Ergebnisse d. entwicklungsmech. Pflanzenanat. (Progr. rei bot. 1908, **2**, 455, 482).

7) HABERLANDT, Wundhormone als Erreger v. Zellteilungen (Beitr. z. allg. Bot. 1921, **2**, 1, 28, 36).

Querwände oft ganz unregelmäßig orientiert (s. Fig. 216 u. 229). In Epidermiszellen wurden neben ebenen auch gekrümmte Querwände beobachtet, die mit den oben in Fig. 219 dargestellten zu vergleichen sind.

Viel häufiger sind die Fälle, in welchen den Teilungen Wachstum der Zellen vorausgeht.

Hyperplastische Prozesse dieser Art können an Gewächsen der verschiedensten Art durch Verwundung herbeigeführt werden sowie durch abnorm gesteigerten Turgordruck wie bei der Entstehung vieler hyperhydrischer Gewebe; ferner kommen Überernährung und Infektion durch pflanzliche oder tierische Parasiten als Ursachen in Betracht.

Die Frage, an welchen Zellen Teilungen der in Rede stehenden Art beobachtet werden können, ist dahin zu beantworten, daß alle Arten lebender Zellen durch abnorme Bedingungen zu Wachstum und nachfolgenden Teilungen gebracht werden können.

Was die unterschiedliche Qualifikation der verschiedenen Gewebearten zu hyperplastischen Veränderungen betrifft, so gilt für sie ähnliches wie für die Qualifikation zu dem der Teilung vorausgehenden, abnorm gesteigerten Wachstum (s. o.).

Meristematische Gewebe, wie das Kambium, welche durch Reize verschiedener Art — besonders durch traumatische und durch Gallenreize — oft zu ungemein lebhafter Zellteilung angeregt werden, liefern viele Lagen neuer Zellen, während die von denselben Reizen betroffenen Dauergewebszellen des nämlichen Organs nur in bescheidenem Maßstabe sich an der Zellenproduktion beteiligen oder gar völlig untätig bleiben.

Die verschiedenen Formen des Dauergewebes reagieren auf gleiche Reize ungleich. Die Teilungstätigkeit der Grundgewebszellen ist fast immer eine erheblich lebhaftere als die der Epidermiszellen; wir beobachten diesen Unterschied gleich deutlich bei der Entstehung der Wundgewebe wie bei der Gallenbildung u. a. m.¹⁾

Manche Zellenformen setzen der Teilung gleichsam erheblichen Widerstand entgegen und bleiben auch unter Bedingungen ungeteilt, durch welche andere, ihnen ähnliche Zellenarten zur Teilung angeregt werden. Teilungen der Schließzellen werden selten beobachtet. Auf den Sporenkapseln von *Polytrichum commune* und anderen Arten fand HABERLANDT neben normalen zweizelligen Spaltöffnungen solche, deren Hälften sich je einmal geteilt hatten²⁾. Auch bei den Gefäßpflanzen sind Teilungen der Schließzellen wiederholt beobachtet worden. Durch hohe Temperatur konnte GERTZ eine Septierung der Schließzellen bei *Luffa* und *Cucurbita* hervorrufen³⁾. Von den vielzelligen Spaltöffnungen mancher Gallen war p. 212 die Rede.

1) KÜSTER, Zezidologische Notizen I (Flora 1902, **90**, 67); 1. Aufl. 1903, 296, 297. — Möglicherweise besteht auch bei den Marchantiazeen schon ein ähnlicher Unterschied zwischen der „Epidermis“ und dem übrigen Gewebe wie bei den geschilderten höheren Gewächsen. Nach VÖCHTING (Regeneration der Marchantiazeen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, **16**, 367) bleibt die „Epidermis“ bei Regenerationserscheinungen im Gegensatz zu den übrigen Gewebeformen untätig. — Sprossungen aus der Epidermis beobachtete RUGE (Beitr. z. Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora 1893, **77**, 279).

2) HABERLANDT, Beitr. z. Anat. u. Phys. d. Laubmoose (Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, **17**, 359, 465).

3) GERTZ, O., Üb. septierte Stomazellen (Ber. d. D. bot. Ges. 1919, **37**, 329); dort zahlreiche weitere Literaturnachweise über vierzellige Stomata bei Moosen und Blütenpflanzen.

Die Lithozysten von *Ficus Vogeli* werden durch Diptereninfektion zu Teilungen angeregt¹⁾.

Nach HEIM sollen die in abnormen, nicht zur Öffnung befähigten Antheridien von *Doodya caudata* liegenden Spermatozoen zur Teilung befähigt sein²⁾; daß die von *Oedogonium* auch zur Teilung kommen und ohne Reduktionsteilung zu haploiden Fäden auswachsen können, wenn sie zu ergrünen imstande sind (s. o. p. 292), darf kaum bezweifelt werden. Rhizoidzellen der Marchantiazeen fand KREH zur Regeneration neuer Pflanzen befähigt, solange sie noch jung waren³⁾; an Wurzelhaaren sind meines Wissens bisher keine Zellteilungen beobachtet worden⁴⁾. Von den „Kappen“ der Wurzelhaare und den „falschen“ Teilungen der Pollenschläuche war schon die Rede.

Daß Zellen, die normalerweise nur eine beschränkte, konstante Zahl von Teilungsprodukten liefern, unter abnormen Umständen diese Zahl erhöhen können, lehrt das Verhalten der Pollenmutterzellen, aus welchen abnormerweise mehr als vier Pollenkörner hervorgehen⁵⁾. —

Die Richtung der Teilung wird in erster Linie durch die Richtung des der Teilung vorangegangenen Wachstums bestimmt: ebenso wie manche Krankheitsbilder durch Wachstum ausschließlich senkrecht zur Oberfläche des betreffenden Organs, werden dieselben auch durch entsprechende parallel zur Oberfläche eingestellte Teilungen, d. h. durch die Bildung perikliner Querwände, gekennzeichnet.

Sehr oft werden Zellen durch Reize der verschiedensten Art zu wiederholten Teilungen in derselben Richtung angeregt; es kommen Meristeme zustande, die in der Art ihrer Tätigkeit den normalen Kambien ähneln. Solche Meristeme entstehen vorzugsweise an freien Oberflächen, die durch Verwundung an Pflanzenorganen zustande gekommen sind, und haben BERTRAND zur Formulierung seiner „loi des surfaces libres“⁶⁾ gebracht, nach welcher an jeder freien Oberfläche des Pflanzenkörpers eine Xylem oder Phloëm oder eine Kork liefernde Kambiumschicht entsteht. „Jede künstlich oder natürlich erzeugte Oberfläche, sagt VÖCHTING⁷⁾, zieht die Bildung von Kambium nach sich, und es läuft dieses im allgemeinen der Oberfläche parallel.“

Zu den surfaces libres werden die Grenzflächen zwischen totem und lebendem Gewebe auch dann zu rechnen sein, wenn die toten Gewebemassen

1) HOUARD, Les galles de l'Afrique occidentale franç. II (Marcellia 1905, 4, 106).

2) HEIM, Untersuch. üb. Farnprothallien (Flora 1896, 82, 329).

3) KREH, Üb. Regeneration d. Lebermoose (Nova acta Leop.-Carol. Akad. 1909, 90, 213).

4) Über zweikernige Wurzelhaare vgl. NĚMEC, a. a. O. 1910, 72. — Wenn Zellen wie die der Wurzelhaare unter keinen Umständen, wie NĚMEC sagt (Studien über die Regeneration 1905, 315), zur Teilung gebracht werden können, so liegt der Grund hierfür nicht in einer spezifischen, die Teilung ausschließenden Veranlagung, sondern in dem für Teilungen nicht ausreichenden Ernährungszustand, in dem sich normalerweise die Zellen befinden.

5) WILLE, Üb. d. Entwicklungsgesch. d. Pollenkörner d. Angiospermen usw. Kristiania 1886, 60; BEER, Supernumerary pollen-grains of *Fuchsia* (Ann. of bot. 1907, 21, 305; dort weitere Literaturangaben) u. a. m.

6) BERTRAND, Loi des surfaces libres (C. R. Acad. Sc. Paris 1884, 98, 48).

7) VÖCHTING, Über Transplantation am Pflanzenkörper (Nachr. Kgl. Ges. Wiss. Göttingen 1889, 402 und 1892, 148); Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908, 68; vgl. auch VÖCHTINGS (a. a. O. 235) Bemerkungen über die beschränkte Gültigkeit des Gesetzes.

allseits von lebenden umgeben sind; von der Entstehung der Wundkorkkambien, welche nekrotische Zellkomplexe umschalen, war oben schon die Rede (p. 138 ff.).

Meristeme können aus allen Gewebearten hervorgehen, Zellen jeder Art können sich an ihrem Aufbau beteiligen. Auch aus sekundären Dauer-
geweben können neue Meristeme hervorgehen.

Die Meristembildung erfolgt oft direkt, indem die von den zur Zellenteilung anregenden Faktoren getroffenen Zellen eines Pflanzenorgans unmittelbar zur Meristembildung schreiten, und schon die ersten Zellenteilungen immer in der nämlichen Richtung erfolgen (Wundkorkbildung u. a.); von indirekter Meristembildung darf dann gesprochen werden, wenn erst aus dem durch regellos gerichtete Teilungen entstandenen Gewebe ein Meristem sich entwickelt (Kambiumbildung in Kallusgeweben u. ähnl.).

Eine verbreitete Variante der Meristembildung wird dadurch gekennzeichnet, daß die Zellen mehrerer oder vieler benachbarter Lagen teilungsfähig werden und ein oder mehrere Male sich teilen. Fig. 98 veranschaulicht das Gesagte für Korkbildung; derselbe Vorgang spielt aber auch bei regenerativer Bildung trachealer Elemente sowie bei der Gallenbildung seine Rolle. In allen derartigen Fällen erfolgen die Teilungen sämtlicher beteiligter Zellen in der nämlichen Richtung; die Intensität, mit der die einzelnen Zellen an der Gewebeneubildung teilnehmen, kann aber sehr verschieden sein. Aus den Produkten dieser Teilungen leitet sich in manchen Fällen das Meristem ab, dessen Tätigkeit zur Bildung sehr langer, gliederreicher Zellenreihen führen kann, und das durchaus den vorhin geschilderten Meristemen gleicht. Sehr lehrreich ist z. B. das Verhalten des Marks junger *Sambucus*-Achsen, dessen Zellen nach Verwundung und nach Sprengung des Leitbündelzylinders — unter Beteiligung fast des gesamten Markmaterials — die geschilderten Teilungen durchmachen und schließlich ein den zerstörten Verdickungsring ergänzendes Meristem produzieren können.

5. Qualität und Differenzierung der Gewebsneubildungen.

Bei denjenigen Strukturanomalien, welche durch Hypertrophie zustande kommen, versteht es sich von selbst, daß die einzelnen Zellen in ihren histologischen Charakteren den entsprechenden normalen nicht gleichen — zum mindesten diese durch ihre abnorme Größe übertreffen.

Folgen dem abnormen Wachstum auch Teilungen, so lassen sich für einen Vergleich der abnormen und der normalen Gewebe verschiedene Ergebnisse erwarten: die Zellen der abnormen Gewebe gleichen entweder den der normalen — oder sie sind von ihnen mehr oder minder verschieden. Bildungen der ersten Art sollen als homöoplasmatistische bezeichnet werden (Homöoplasien); durch sie wird die Gewebemasse eines Organs mehr oder minder stark vermehrt, ohne daß es zur Ausbildung abnormer Qualitäten der Gewebe käme. Sind die Gewebsneubildungen den normalen mehr oder minder unähnlich, so nennen wir sie heteroplasmatistische (Heteroplasien). Homöoplasmatistisch veränderte Organe unterscheiden sich hinsichtlich ihres Gewebeaufbaues von normalen nur quantitativ, heteroplasmatistisch veränderte quantitativ und qualitativ.

Homöoplasmatistische Anomalien spielen in der pathologischen Pflanzenanatomie eine nur untergeordnete Rolle; die Mannigfaltigkeit und die

weite Verbreitung der heteroplasmatischen haben die im speziellen Teil gegebenen Ausführungen über Kallus-, Wundholz-, Gallengewebe u. a. bereits dargetan. —

Daß sich eine völlig scharfe Grenze zwischen homöo- und heteroplasmatischen Geweben wird finden lassen, ist von vornherein durchaus unwahrscheinlich. Trotzdem dürfte es zweckmäßig sein, an der Unterscheidung zwischen diesen und jenen festzuhalten, auch wenn bei manchen Anomalien, die hier unter den homöoplasmatischen eingereiht werden mögen, hier und da minutiöse histologische Unterschiede zwischen ihnen und ihrem Mutterboden erkennbar werden.

Homöoplasmatische Gewebe kommen zunächst dadurch zustande, daß irgendein Kambium — stellenweise oder in seiner ganzen Ausdehnung sich abnorm stark betätigt, die Produkte seiner Tätigkeit aber den nor-

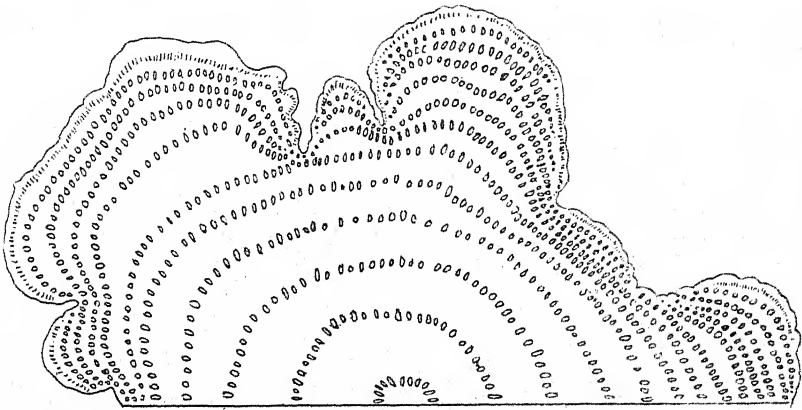


Fig. 230.

Homöoplasmatische Neubildungen. Querschnitt durch eine gelbe Zuckerrübe, die mehrere längs verlaufende leistenähnliche Gewebewucherungen trägt. Nach DE VRIES.

malen gleichen oder ihnen doch wenigstens sehr ähnlich sind — oder indem irgendwelche Gefäßbündel, die normalerweise keinen Xylem- bzw. Phloëmwuchs aufweisen, durch Betätigung eines Kambiums sich verstärken. Es wird in Fällen dieser Art oft schwer sein, zu entscheiden, ob eine Steigerung der Gewebeproduktion noch als normal oder schon als abnorm einzuschätzen ist.

Zu den Homöoplasien der genannten Art rechne ich ferner die Verstärkung des mechanischen Gewebes in hängenden Kürbisfrüchten gegenüber dem in liegenden Früchten gefundenen; bei *Corylus avellana* vermochte WIEDERSHEIM¹⁾ durch Belastung eine Vermehrung der mechanischen Fasern hervorzurufen.

Die Leitbündel der Kartoffelknolle sah DE VRIES sich erheblich verstärken, wenn es durch geeignete operative Eingriffe gelang, den Stoff-

1) WIEDERSHEIM, Über den Einfluß der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, **38**, 41).

verkehr zwischen den assimilierenden Sprossen und den neugebildeten, knollenansetzenden Stolonen durch jene zu lenken¹⁾.

Lokalisierte Bildung sekundärer Gewebe, die dem abnorm sich betätigenden Organ allerhand Unregelmäßigkeiten im Umriß aufzwingt, sehen wir in Fig. 230; sie stellt nach DE VRIES²⁾ den Querschnitt durch eine Zuckerrübe (*Beta vulgaris*) dar, welche abnormerweise ihr Dickenwachstum auch im zweiten Jahre noch lebhaft fortgesetzt und dabei mehrere längs verlaufende, leistenartige Gewebewucherungen entwickelt hat. Die umfänglichen Vorsprünge setzen sich aus normal gebauten Gewebeschichten zusammen: in der Figur sind die konzentrischen normalen Kambiumringe im Inneren sowie die neu entstandenen in den Leisten eingetragen. In einem von DE VRIES näher untersuchten Falle fiel die Bildung neuer Kambiumringe außerhalb der jüngsten des ersten Jahres mit einer Hemmung in der Tätigkeit der inneren zusammen. Auch waren die Ringe des ersten Jahres sowie die akzessorischen des zweiten nur schwach verholzt. Die Ursachen der Wucherungen liegen vermutlich in abnorm gesteigerter Stoffzufuhr.

Um die Wirkung gesteigerter Ernährung handelt es sich wohl auch in denjenigen Fällen, in welchen ein Gewebe auf Kosten eines anderen besonders starke Entwicklung erfährt. Mit NEGER³⁾ dürfen wir wohl die bei tauben Samen der Lärche wahrgenommene Verstärkung der Steinzellenlagen, aus welchen die Samenschale besteht, mit der Verkümmern des Embryos in Verbindung bringen (s. u. Fig. 280).

Homöoplasien stellen ferner die an den Blättern von *Aristolochia sipho* u. a. auftretenden Gewebewucherungen (MASTERS „Enationen“) dar; auf der Unterseite der Spreiten längs der Nerven entstehen blatt dünne, bald sehr niedrige, bald höhere flügelartige Leisten, die ebenso wie die normale Blattspreite sich aus Epidermis und Mesophyll zusammensetzen und von Leitbündeln durchzogen werden (Fig. 231). Ihre anatomische Zusammensetzung entspricht im allgemeinen der des normalen Blattes, doch können auch bescheidene Strukturdifferenzen bemerkbar werden⁴⁾. Die von LINGELSHEIM⁵⁾ auf *Arunus silvester* gefundenen Enationen, welche die Unterseite der Blätter mit einem feinen Leistenwerk überziehen (Fig. 232), sind ebenso wie die der *Aristolochia* und andere ähnliche Gebilde stets derart orientiert, daß ihre histologische Unterseite der Unterseite der normalen Spreite zugewandt ist. — In großen Ausmessungen zeigen diese Korrespondenz sehr deutlich die taschenförmigen Enationen auf der Unterseite der Blätter von *Xanthosoma appendiculatum*. — Die Frage nach den Bedingungen, unter welchen sie entstehen, hat noch keine befriedigende

1) DE VRIES, Über abnormale Entstehung sekundärer Gewebe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, 22, 45). Vgl. unten „Entwicklungsmechanik“, Korrelationen.

2) DE VRIES, a. a. O. 1891. Vgl. auch RIMPAU, Das Aufschießen der Runkelrüben (Landwirtsch. Jahrb. 1876, 5, 43).

3) NEGER, Beobachtungen und Erfahrungen über Krankheiten einiger Gehölzsamen (Tharandter forstl. Jahrb. 1909, 60, 222).

4) Vgl. z. B. TREVIRANUS, Weitere Bemerkungen über monströse Blätter v. *Aristolochia macrophylla* (Verhandl. Vereins preuß. Rheinlande u. Westfalens 1860, 17, 327). MAGNUS, P., Über Emergenzen auf den Blättern von *Aristolochia sipho* L'HÉRIT. (Sitzungsber. Bot. Ver. Provinz Brandenburg 1877, 19, 95) und besonders HINTikka, Zur Kenntnis der Emergenzen auf den Blättern von *Aristolochia sipho* L'HÉRIT. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1913, 23, 385).

5) LINGELSHEIM, A., Interkostale Doppelspreiten-Anlagen bei *Arunus silvester* L. (Zentrabl. f. Bakt., Abt. II, 1916, 45, 301).

Antwort gefunden¹⁾. Der bevorzugte Ort ihrer Entstehung ist die Mitte zwischen je zwei stärkeren Seitennerven, in deren Richtung sie verlaufen. Sehr kleine Enationen (vgl. Fig. 231) stehen zuweilen in der Mitte der Interkostalfelder.

Im Zusammenhang mit den Enationen der *Aristolochia*-Blätter und ähnlichen verdienen auch die Spreitenauswüchse des Plumagenkohles, die Blattstacheln der *ferox*-Varietäten von *Ilex aquifolium*, die Wucherungen auf den Blumenblättern der „kristaten“ *Begonia*-formen (*B. tuberculata erecta*), die abenteuerlich geformten Blattwarzen von *Cotyledon gibbiflora cristata*, die submarginalen Fransen mancher Farne²⁾ auf ihre Anatomie und Histogenese untersucht zu werden. Den genannten Anomalien im Prinzip vergleichbar sind die blattrandähnlichen Leisten, die sich auf den Blättern von *Fraxinus*



Fig. 231.

Homöoplastische Enationen auf den Blättern von *Aristolochia*. Nach TREVIRANUS.

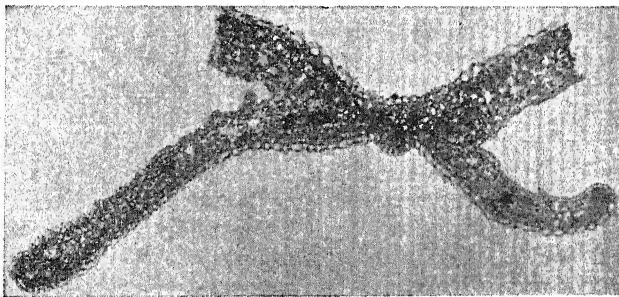


Fig. 232.

Enationen von *Aruncus silvester*, Querschnitt, oben Stücke der normalen Spreite, unten die Flügelbildung. Nach LINGELSHEIM.

ornus nach Infektion durch *Eriophyes fraxinicola* entwickeln³⁾. Besonders deutlich wird die Analogie an den von ROSS beschriebenen Blattsäumen, die

1) Keinesfalls sind sie parasitären Ursprungs, wie RUDOW will (Einige Mißbildungen an Pflanzen, hervorgerufen durch Insekten. Zeitschr. für Pflanzenkrankh. 1891, 1, 332). Auch die Angaben LINGELSHEIM (a. a. O.) über Entstehung der *Aruncus*-Enationen nach Milbenbesiedlung sind nicht überzeugend (*Tetranychus telarius*).

2) MAGNUS, P., Submarginale Exkreszenzen an den Fiedern von *Adiantum Farleyense* MOORE (Sitzungsber. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1882, 24, 84).

3) Vgl. KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 117, 130.

durch Älchen an *Conostegia* erzeugt werden, und deren Mesophyllendifferenzierung dieselben Orientierungen erkennen läßt, wie die *Aristolochia*-Enationen¹⁾. Um ähnliche unscheinbarere Gebilde handelt es sich bei den drüsigen Emergenzen, die sich auf den Blättern der von *Perrisia crataegi* erzeugten Triebspitzengallen mehr oder minder dicht zeigen²⁾ und ähnliche Strukturen wiederholen, wie wir sie normalerweise an den drüsigen Blattrandzähnen wahrnehmen.

Als letztes Beispiel sei noch das Auftreten blattrandartiger, dornig gezählter Leisten auf den Spreiten der *Agave*-Blätter genannt; sie entstehen da, wo in der Knospenlage der Rand benachbarter Blätter sich kräftig eingedrückt hat³⁾, so daß neben diesem die gepreßte Blattmasse leistenartig hervorquillt.

Eben deswegen, weil es sich bei den hier genannten und ähnlichen Homöoplasien um die abnorme Produktion normal gebauter Gewebe handelt, werden manche dieser Erscheinungen mehr den Morphologen als den Anatomen interessieren müssen.

* * *

Anomalien im Gewebeaufbau, die sich nicht ohne Zwang in die hier unterschiedenen Gruppen einreihen lassen, finden sich bei den Flechten, deren Gewebe nicht nur durch Form, Größe und histologische Ausbildung der beiden Symbionten, sondern auch durch ihre Verteilung gekennzeichnet werden. Wichtige Beiträge zur pathologischen Anatomie der Flechten hat namentlich BACHMANN gegeben (Verstärkung der Gonidienschicht, Verschleppung der Gonidien in die markwärts gelegene Pilzschicht usw.⁴⁾).

* * *

Weitaus zahlreicher als die homöoplasmatischen Neubildungen sind die heteroplasmatischen; überdies geben sie durch die große Mannigfaltigkeit ihrer Gewebedifferenzierung reichen Stoff für die uns hier leitende Betrachtungsweise.

Die heteroplasmatischen Gewebe unterscheiden sich mehr oder weniger deutlich von den entsprechenden normalen Teilen der betreffenden Pflanzenspezies. Zuweilen sind die Differenzen gering und sprechen sich im wesentlichen nur darin aus, daß die Zellen des abnormen Gewebes größer sind als die der entsprechenden normalen. Die abnorme Größe der Zellen ist überhaupt ein außerordentlich weit verbreitetes Kennzeichen abnormer Gewebe — nicht nur derjenigen, die lediglich durch Hypertrophie zustande kommen, sondern auch der hyperplastischen⁵⁾.

Ein weiteres histologisches Merkmal, das außerordentlich zahlreiche heteroplasmatische Gewebebildungen gemeinsam kennzeichnet, ist das Vorrerrschen parenchymatischer Zellenformen. Auch an denjenigen Organen und Organteilen, welche normalerweise durch reichliche Produktion pros-

1) ROSS, H., Adventivblättchen auf Melastomazeenblättern, verursacht durch parasitisch lebende Älchen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1912, **30**, 346).

2) KÜSTER, a. a. O. 1911, 224.

3) KÜSTER, Über zwei organoide Gallen: Die Wiederholung blattrandartiger Strukturen auf Blattspreiten (Marcellia 1906, **5**, 44).

4) BACHMANN, E., Bildungsabweichungen der Lagers von *Parmelia physodes* (L.) ACH. BITT. (Zentralbl. f. Bakteriell., Abt. II, 1919, **49**, 131); dort weitere Literaturangaben. Über die sog. „Frostgallen“ der Kladonien, die als Mykozeidien zu betrachten sind, vgl. BACHMANN, Üb. Pilzgallen auf Flechten (Ber. d. D. Bot. Ges. 1920, **38**, 333).

5) Zahlreiche Messungen z. B. bei VÖCHTING, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 176 u. a.

enchymatischer Zellenformen gekennzeichnet werden, wie den Zentralzylindern der Achsen und Wurzeln, führt die abnorme Gewebebildung zu mehr oder minder weitgehender Parenchymatisierung: die Markstrahlen, die unter normalen Umständen nur geringe Breite haben, werden durch keilförmige Gebilde ansehnlicher Breite ersetzt¹⁾. In anderen Fällen wird die Zahl der Markstrahlen vermehrt: VÖCHTING²⁾ fand in geköpften *Helianthus*-Pflanzen auf 5,5 mm Umfang des Holzkörpers 35 Strahlen, in normalen Individuen auf 5,6 mm nur 26 Strahlen, das Verhältnis ist also fast wie 6:4. Abnorme Bereicherung mit Markstrahlengewebe fand ich in verwundeten Zweigen, sie kennzeichnet viele Gallen (vgl. Fig. 172). Birkenzweige, die von *Exoascus betulinus* infiziert worden sind, unterscheiden sich von den normalen hinsichtlich der anatomischen Struktur hauptsächlich durch ihren auffallend mächtigen Markzylinder.

Noch gründlicher als die gesteigerte Produktion von Mark- und Markstrahlencellen führt ein anderes Mittel zur Parenchymatisierung der Gewebe: die Abkömmlinge des Kambiums oder die Kambiumzellen selbst „furchen“ sich, so daß anstatt langgestreckter Elemente lauter parenchymatische entstehen (s. o. p. 341); Wundholz, das unter kräftiger Einwirkung traumatischer Reize entsteht, wird „kurzzellig“, der Kallus ist geradezu als ein parenchymatisches Gewebe gekennzeichnet, und von den Gallen war früher zu sagen, daß selbst die durch besonders komplizierte Gewebedifferenzierung und mannigfaltige Ausgestaltung der mechanischen Anteile charakterisierten Zynipidengallen der Sklerenchymfasern entbehren. Das Verhältnis des Grundgewebes zu den Leitbündeln verschiebt sich fast allenthalben in derselben Weise, indem bei den abnormen Produkten der Pflanze jenes gefördert, diese reduziert erscheinen.

Die außerordentlich reiche Entwicklung des Parenchyms haben viele abnorme Gewebe mit den am normalen Pflanzenkörper sich findenden Speicherorganen, zumal vielen Knollen gemeinsam. In der Tat hat es nicht an Versuchen gefehlt, die Vorgänge der Knollenbildung („tubérisation“) mit den der Gallenbildung in Parallele zu bringen: nach NOËL BERNARD sind Knollenbildungen durchweg auf die Wirkung fremder Organismen zurückzuführen³⁾. —

Mit Rücksicht auf den Grad, den die Gewebedifferenzierung in den heteroplasmatischen Produkten erreicht, wollen wir bei diesen unterscheiden zwischen kataplasmatischen und prosoplasmatischen Geweben.

Kataplasmatische Gewebe sind alle diejenigen, welche hinsichtlich ihrer Differenzierung hinter den entsprechenden normalen zurückbleiben; sie sind einfacher gebaut als diese und gleichen in der Unvollkommenheit

1) Vgl. oben z. B. SORAUER, Krebsartige Rindenhypertrophie (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1898, **8**, 220; Beobachtungen an *Rosa*); SPERLICH, Wurzelkropf bei *Gymnocladus canadensis* LAM. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1913, **23**, 321); STEWART, Some observat. on the anat. and other features of the black knot (Amer. journ. of bot. 1914, **1**, 112); vgl. auch Fig. 164.

2) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 222 ff. — Über die Vermehrung der Markstrahlen in Gallen vgl. z. B. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, Sur les mycocécidies des *Gymnosporangium* (Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 9, 1905, **2**, 313).

3) NOËL BERNARD (Études sur la tubérisation. Rev. gén. de bot. 1902, **14**, 5) nimmt für *Solanum tuberosum* eine Fernwirkung der Mykorrhizapilze an. Vgl. auch MAGROU, J., Symbiose et tubérisation (Ann. Sc. Nat., Bot., sér. X, 1921, **3**, 181). Symbiose et tubérisation chez la pomme de terre (C. R. Ac. Sc. Paris 1914, **158**, 50).

ihrer Differenzierung den Hypoplasien (s. o. p. 274 ff.); prosoplasmatische Gewebe zeigen mehr oder minder komplizierte Differenzierung, die über das in entsprechenden normalen Organen erreichte Maß weit hinausgeht und andere Strukturbilder zustande kommen lassen kann, als sie in normalen Organen anzutreffen sind.

Kata- und prosoplasmatische Gewebsbildungen sind nicht nur auf Grund histologischer Betrachtungen zu unterscheiden, sondern schon durch ihre äußere Form als selbständige Gruppen gekennzeichnet: die ersteren zeigen keine konstanten Größen- und Formverhältnisse; die nämlichen abnormen Gewebeformen können bald als Deformationen ganzer Organe, bald als lokalisierte Wucherungen auftreten; — bei den prosoplasmatischen Produkten finden wir dagegen das „Krankheitsbild“ stets durch bestimmte Größe und Form der Gewebewucherung charakterisiert: Formen, die durch reiche, sich konstant wiederholende Gliederung auffallen, sind durchaus nicht selten. Der Unterschied in der Form hängt aufs engste mit der Entwicklungsdauer heteroplasmatischer Gewebe zusammen; bei den kataplasmatischen finden wir viele, deren Entwicklungsdauer innerhalb sehr weiter Grenzen schwankt, und bei manchen kann man von einer (theoretisch) unbegrenzten Entwicklungsdauer sprechen; bei den prosoplasmatischen dagegen läßt sich die Entwicklungsdauer jeder einzelnen Form nach Wochen und Monaten auf das genaueste präzisieren. Die besagten Unterschiede ihrerseits finden wenigstens teilweise ihre Erklärung in der Ätiologie der verschiedenen abnormen Gewebe, die zum Teil durch lang anhaltende oder dauernde Reize, zum Teil durch Reize von kurzer, konstanter Wirkungsdauer veranlaßt werden.

Kataplasmatisch sind vor allem sämtliche Wundgewebe; ihre Differenzierung ist einfach, nicht selten sind sie völlig homogen; Differenzierungsvorgänge, die dem normalen Mutterboden fremd wären, treten bei ihnen nicht auf; die Form der Wundgewebe wechselt mit der Form der Wunde und mit der Intensität des Wundreizes. Als kataplasmatisch sind die Wucherungen zu bezeichnen, die wir als hyperhydrische oben beschrieben haben, und die an manchen Objekten (Perikarp der Leguminosen u. a.) zu mächtigen, homogenen Parenchymmassen werden können. SCHILLING hat durch Behandlung mit Paraffin an Pflanzen der verschiedensten Art kataplasmatische Wucherungen erzeugen können, die jede Gewebedifferenzierung vermissen ließen oder doch nur ganz unvollkommene Differenzierung aufwiesen¹⁾.

Kataplasmatisch sind schließlich sehr zahlreiche Gallen, die den Wundgeweben in der äußeren Form und der histologischen Zusammensetzung ähnlich sind. Hierher gehören vor allem die Pilzgallen, die fast durchweg kataplasmatisch sind²⁾.

Prosoplasmatische Neubildungen sind nur aus dem Reiche der Gallen bekannt, bei deren Erörterung daher schon die Unterscheidung von kata- und prosoplasmatischen Formen einzuführen war (s. o. p. 187).

Gallen, welche durch ihre histologischen und morphologischen Cha-

1) SCHILLING, Über hypertrophische und hyperplastische Gewebewucherungen an Sproßachsen, verursacht durch Paraffine (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **55**, 177).

2) Vgl. hierzu KÜSTER, 1. Aufl. 1903; über die seltenen Ausnahmen vgl. V. GUTTENBERG, Beiträge zur. physiol. Anatomie der Pilzgallen 1905; TROTTER, Sulla struttura istol. di un micocecidio prosoplastico (Malpighia 1905, **19**, 456).

raktere der soeben gegebenen Definition prosoplasmatischer Neubildungen entsprechen, haben wir oben in großer Zahl zu beschreiben gehabt.

Die Differenzierung der kataplasmatischen Gewebe ist im einfachsten Falle eine so bescheidene, daß sie homogen bleiben, d. h. aus lauter gleichartigen Zellen sich zusammensetzen: das gilt für jugendliches Kallusgewebe, für manche hyperhydrischen Gewebe u. ähnl., für viele Pilzgallen, für die Produkte mancher Aphiden¹⁾ u. a. m.; auch der Wundkork pflegt aus Zellen gleicher Art zu bestehen. Tritt eine Differenzierung ein, so kann sich diese auf inselartige Zellenkomplexe beschränken: im Lohdenkeil der Stecklinge können Gruppen trachealer Elemente inmitten des undifferenzierten zartwandigen Parenchyms zustande kommen, wie früher mit Fig. 79 u. 80 erläutert worden ist. Schließlich kann die Differenzierung, d. h. die Ausbildung verschiedenartiger Zellenformen gleichmäßig die ganze Masse des heteroplasmatischen Gewebes betreffen wie beim kurz- und langzelligen Wundholz.

Die prosoplasmatischen Gewebe enthalten — innerhalb der oben erwähnten Beschränkung auf parenchymatische Anteile — die verschiedensten Gewebeformen, gleichviel ob sie in dem Mutterboden der Heteroplasie normalerweise anzutreffen sind oder nicht. Der Schichtenverlauf der prosoplasmatischen Gewebe stimmt entweder mit dem der normalen des betreffenden Pflanzenorgans überein oder zeigt sich völlig unabhängig von ihm. Zu dem, was oben (p. 194) über den Unterschied zwischen dorsiventralen und radiären Gallen zu sagen war, brauchen wir hier nichts mehr nachzutragen, da keine anderen Beispiele für prosoplasmatische Gewebebildung bekannt sind als die früher bereits behandelten prosoplasmatischen Gallen.

6. Verwachsung.

Verwachsung liegt vor, wenn Zellen oder Gewebemassen irgendwelcher Art — nachdem sie durch Wachstum oder äußere mechanische Kräfte einander bis zur Berührung genähert und zu gegenseitigem Druck gebracht worden sind — ihre bisher freien Oberflächen miteinander fest verbinden derart, daß die Zellen nunmehr in ähnlicher oder gleicher Weise verbunden sind wie benachbarte Zellen im normalen Gewebeverband und sich voneinander nur unter Anwendung von Gewalt trennen lassen²⁾.

Eine derartige Vereinigung tritt keineswegs überall da ein, wo lebende Zellen und Gewebe einander berühren und auch mit beträchtlichem Druck sich gegenseitig pressen. Vielmehr setzt der Verwachsungsvorgang bestimmte innere Qualitäten der einander berührenden Teile voraus. Verwachsung ist möglich und pflegt im allgemeinen relativ leicht erreicht zu werden, wenn die beiden Anteile demselben Pflanzenindividuum (autoplastische Transplantation bzw. Verwachsung) oder Angehörigen derselben Spezies (homoplastische Transplantation bzw. Verwachsung)

1) Eingehende Mitteilungen über die unvollkommene Gewebedifferenzierung in Aphidengallen bei ZWEIFELT, Blattlausgallen, unter besond. Berücksichtigung d. Anat. u. Ätiol. (Zentralbl. f. Bakteriol. Abt. II, 1917, 47, 408, 422).

2) Vgl. FIGDOR, Experimentelle und histologische Studien über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreiche (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1891, 100, Abt. I, 177).

entstammen; bei heteroplastischer Transplantation¹⁾, d. h. bei Verbindung von Stücken verschiedener Spezies kann zwar ebenfalls Verwachsung eintreten, doch bleibt in der Mehrzahl der Fälle eine solche aus.

Welche inneren Qualitäten der lebendigen Zellen es sind, welche über Zustandekommen oder Ausbleiben einer Verwachsung entscheiden, ist noch völlig unklar: wir müssen von Fall zu Fall durch Probieren ermitteln, ob zwei Arten verwachungsfähig sind oder nicht.

Selbst dann aber, wenn jene inneren Vorbedingungen erfüllt sind, die in der spezifischen Veranlagung der Zellen begründet liegen, kommt Verwachsung keineswegs immer dann zustande, wenn lebende Gewebe einander berühren oder drücken. Wurzelspitzen, die man mit einem scharfen Schnitt halbiert, und deren Hälften man wieder in Berührung miteinander bringt, verwachsen keineswegs wieder zu einem einheitlichen Gebilde.

Verwachsungen bei Algen herbeizuführen, scheint bisher noch nicht versucht worden zu sein. Gewebebau und Histogenese des *Fucus*-Thallus und ähnlicher Braunalgen lassen Transplantationsversuche nicht aussichtslos erscheinen²⁾.

Daß Pilze dann, wenn sie mit ihren Fruchtkörpern einander berühren, miteinander verwachsen können, ist bekannt (Beobachtungen an *Polyporus versicolor* u. a.). Selbst Fruchtkörper verschiedener Arten können miteinander verwachsen (*Boletus erythropus* und *B. badius*³⁾). Eingehende Mitteilungen über Verwachsungen hat W. MAGNUS kritisch zusammengestellt⁴⁾. Daß zu Verwachsungen die Arten von *Lactarius*, *Russula*, *Collybia* und *Clitocybe* leicht geneigt sind, während für *Amanita* kaum Analoga bekannt sind, erklärt W. MAGNUS aus der gymnokarpen Entwicklungsweise der erstgenannten. Erfolgreiche heteroplastische Pfropfungen hat WEIR⁵⁾ ausgeführt (*Coprinus niveus* auf *C. fimetarius* var. *macrorrhiza*); er beschreibt die Verwachsungserscheinungen, die er an den Hyphen wahrnahm (a. a. O. Fig. 16 u. 17). BULLER impfte *Coprinus sterquilinus* auf gleicher Spezies⁶⁾. Mit besonderer Leichtigkeit lassen sich erfolgreiche Transplantationen ausführen an den Stromapfriemen der *Xylaria hypoxylon*; gleichviel ob die Transplantationen den Forderungen der von höheren Pflanzen her bekannten Polarität entspricht oder nicht, tritt binnen 24—48 Stunden Verwachsung ein, am leichtesten dann, wenn zwei intakte Spitzen miteinander in Berührung gebracht werden⁷⁾.

1) Die Termini nach GIARD, Y a-t-il antagonisme entre la „greffe“ et la „régénération“? (C. r. soc. biol., sér. 10, 1906, 3).

2) Anomale Gewebeverwachsungen sind bei Meeresalgen nicht selten (*Rhodymenia*, *Griffithia* u. a.); über die histologischen Veränderungen, die sich an den Verwachsungsstellen abspielen, hat TOBLER berichtet (Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, 39, 527. Zur Morph. u. Entwicklung v. Verwachsungen im Algenstadium, Flora 1907, 97, 299). KILLIAN beschreibt die Verwachsung von Wundrändern der Laminarien (Beitr. z. Kenntn. d. L. Zeitsch. f. Bot. 1911, 3, 433, 482).

3) LUTZ, Sur un cas de soudure entre deux champ. (bolets) d'espèces différentes (Bull. soc. mycol. France 1912, 28, 50).

4) MAGNUS, W., Üb. d. Formbildung d. Hutpilze (Arch. f. Biontologie 1906, 1, 81). Dort zahlreiche Literaturnachweise. Vgl. ferner WORSDELL, Principles of plant teratology 1915, 1, 35 und PENZIG, Pflanzenteratologie 2. Aufl., 1922, 3, 586 ff.

5) WEIR, J. R., Untersuch. üb. d. Gattung *Coprinus* (Flora 1911, 103, 263, 305).

6) BULLER, Researches on fungi 1922, 2.

7) FREEMAN, D. L., Untersuch. üb. d. Stromabildung d. *Xylaria hypoxylon* in künstl. Kulturen. Diss. Halle 1910 (vgl. Ann. mycol. 1910, 8).

Daß Moose verwachsen können, ist wenigstens für die Laubmoose wenig wahrscheinlich. WETTSTEINS an Laubmoosen unternommene Pfropfversuche (*Splachnum luteum*, *Physcomitrium pyriforme*: Seta auf Seta, oder Gametophyt auf Sporophyt) blieben ergebnislos; weder Kallusbildung noch Verwachsung trat ein¹⁾.

Bei den Farnen versprechen die derben Prothallien mancher Gattungen am ehesten noch Erfolg. Versuche sind bisher nicht angestellt worden.

Bei den höheren Pflanzen hat die Veredelungspraxis²⁾ eine Fülle von Erfahrungen sammeln lassen (Obstbäume, *Vitis*, *Rosa*, Kakteen usw.). Die Fähigkeit zur Bastardierung hat nichts mit der Pfropf- und Verwachsungsfähigkeit zu tun.

Über das Verhalten der Pflanzenorgane nach Verletzung und Transplantation hat FIGDOR an unterirdischen Organen zahlreicher Arten anatomische Untersuchungen angestellt. Er unterscheidet Objekte, die einer dauernden Verwachsung fähig sind (Knollen von *Cyclamen*, Rüben von *Brassica Rapa*), — und konstatiert bei anderen Verwachsung mit nachfolgender Peridermbildung (*Solanum tuberosum*), — oder eine Vereinigung, die teils auf Verwachsung, teils auf Verkittung durch die gummiartige Schicht beruht, die aus den verletzten Zellen hervorgeht (*Beta vulgaris*, *Daucus carota*, *Dahlia variabilis*, *Helianthus tuberosus*); noch andere Organe können in keiner Weise ihre Transplantate verbinden (*Iris*, *Begonia*, *Stachys affinis*).

Eine „echte“ Verwachsung, bei welcher die Zellen von Unterlage und Transplantat früher oder später in eine Verbindung miteinander kommen, die histologisch (und wohl auch physiologisch) der im intakten Gewebe verwirklichten entspricht, kommt stets nur da zustande, wo wachsende Zellen aufeinander stoßen und mit einem hinreichenden Maß von mechanischem Druck aufeinander wirken.

Zur Verwachsung befähigt sind vor allem die Kallusgewebe, die an Wundflächen sich zu bilden pflegen. Wenn zwischen zwei einander berührenden Wundflächen die Raumverhältnisse der durch das Trauma bloßgelegten Zellen die Bildung einer Kallusschicht gestatten, so sind damit die Vorbedingungen für das Zustandekommen einer Verwachsung wesentlich verbessert. Der Kallus vermag seinerseits in die zwischen den beiden Gewebeschichten gebliebenen Lücken hineinzuwachsen und die beiden Komponenten mit einer lebendigen Füllmasse zu verbinden.

Die Verwachsung kann eine totale sein, wenn die sich berührenden Flächen in ihrer ganzen Ausdehnung sich miteinander verbinden — oder eine partielle, wenn hier und da an der Kontaktfläche sich Partien finden, die von der Verwachsung aus irgendeinem Grunde dauernd ausgeschlossen bleiben.

Die Verwachsung kann ferner insofern eine mehr oder minder vollkommene sein, als die Kennzeichen der ehemaligen Zweiheit in dem verwachsenen Gewebematerial mehr oder minder gut getilgt werden. Bei totaler Verwachsung kann die Verbindung der beiden Anteile völlig un-

1) WETTSTEIN, F. v., Morph. und Phys. d. Formwechsels d. Moose auf genet. Grundlage I (Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre 1924, **33**, 1, 192).

2) Literatur z. B. bei WINKLER, Untersuch. üb. Pfropfbastarde 1912, 1; WINKLER, Transplantation, Pfropfung, Pfropfbastarde (Handwörterb. d. Naturwiss. 1915, **10**, 18) und Die Methoden d. Pfropfung bei Pfl. (ABDERHALDEN'S Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil 2, 765).

kenntlich werden, so daß selbst bei mikroskopischer Untersuchung die ehemalige Kontaktfläche nicht mehr zu ermitteln ist; die durch Zusammenfügung entstandenen Zellwände gleichen in solchen Fällen durchaus den bei Teilung der Zellen gebildeten, ja sie können sogar die für die letzteren charakteristischen Tüpfelungen annehmen¹⁾ (VÖCHTINGS Pfropfungsversuche an *Beta*, STRASBURGERS Veredlung *Solanum tuberosum* und *Hyoscyamus niger*). Selbst Plasmaverbindungen zwischen Reis und Unterlage sind nachweisbar (STRASBURGERS Pfropfung *Abies nobilis* auf *A. pectinata*²⁾).

In anderen Fällen bleibt die Kontaktfläche kenntlich, da an ihr die ehemals freien Membranflächen sich merklich verdicken, ja auch die Radial- und die Innenwände der früher oberflächlich gelegenen Zellen an der Verdickung teilnehmen können³⁾. Bei heteroplastischer Pfropfung wird wohl meist eine Grenzlinie wahrnehmbar bleiben. Bei den Kaktazeen sind Unterlage und Pfropfreis einander im Bau ihres Paremchyms sehr ähnlich; trotzdem bleibt bei mikroskopischer Untersuchung die Grenze deutlich, hier und da wird sie durch besonders reichlich entwickelte Interzellularräume kenntlich, an anderen Stellen durch eingelagerte Korkreste. Die Grenzlinie behält nicht immer ihren ursprünglichen geraden Verlauf; sie verliert diesen dadurch, daß hier und da Zellgruppen eines der beiden Pfropfsymbionten über sie hinauswuchern und einen Vorstoß in das Gebiet des anderen erfolgreich ausführen.

Bei Erörterung der Rolle, welche die Entwicklung von Leitungsbahnen beim Verwachsungsprozeß spielt, wird auf die Erscheinung unvollkommener Verwachsung zurückzukommen sein. —

Das klassische Objekt zum Studium der Verwachsungserscheinungen sind die Pfropfungen, die Transplantationen jeder Art. Bei ihnen handelt es sich um die gewaltsame Verbindung irgendwelcher lebender Pflanzenteile durch die Hand des Menschen.

Beschränkt bleibt jedoch das Phänomen der Verwachsung keineswegs auf Objekte dieser Art.

Von der Verwachsung der durch Insektenfraß in zwei Spaltschichten zerlegten *Ilex*-Blätter war schon oben die Rede (p. 82); zuweilen sah ich bei ihnen das proliferierende Kallusgewebe des Mesophylls mit der unverändert gebliebenen Epidermis sich verbinden.

Eine nicht geringe Rolle spielt die Verwachsung bei der Ontogenese der Gallen; das durch parasitäre Infektion veranlaßte kallusähnliche

1) VÖCHTING, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892, 119 ff.; STRASBURGER, Üb. Plasmaverbindungen pflanzl. Zellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, **36**, 493).

2) STRASBURGER, a. a. O. 1901. — Zweifel an der Richtigkeit seiner Beobachtungen äußern A. MEYER & E. SCHMIDT (Üb. d. gegenseitige Beeinflussung d. Symbionten u. heteroplastische Transplantation usw. Flora 1910, **100**, 317): sie schließen aus dem morphologischen Verhalten der Pfropfsymbionten, daß selbst bei guter Verwachsung eine Plasmaverbindung zwischen jenen fehlte, und halten Plasmaverbindung nur bei auto- und homoplastischer Pfropfung für wahrscheinlich. NĚMEC (Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 241) ist der Meinung, daß von einem „wirklichen Verwachsen heterogener Gewebe“ erst dann gesprochen werden kann, wenn Plasmodesmen nachweisbar sind. Zu einer derart innigen Vereinigung sollen aber nur gesunde Zellen befähigt sein. „Jede gewaltsame Störung der Kern- und Zellteilung, ebenso Verwundungen, welche bei Kernübertritt stattfinden, versetzen die Zelle in einen krankhaften Zustand, der ihr ein Verwachsen mit einer artfremden Nachbarzelle recht schwer macht.“ Untersuchungen über die etwaigen feineren Unterschiede im Verhalten der Zellen bei auto-, homo- und heteroplastischer Transplantation bzw. Verwachsung liegen noch nicht vor. —

3) VÖCHTING, a. a. O. 1892, 114 ff.

Gewebe, aus dem die frühen Entwicklungsstadien vieler Gallen bestehen, ist in vielen Fällen zur Verwachsung mit gleichartigen Gewebemassen befähigt. Weiterhin sind Verwachsungen für die Gallen des *Eriophyes fraxinicola* (auf *Fraxinus excelsior*), für die Umwallungsgallen des *E. diversipunctatus* (auf *Populus tremula*) u. a. m. bekannt. Welche Faktoren in anderen ganz ähnlichen Fällen die Verwachsung verhindern, ist nicht immer klar zu erkennen¹⁾.

Fig. 233 stellt Querschnitte durch die Galle dar, welche *Tychius crassirostris* auf *Melilotus albus* erzeugt²⁾.

Hier wird offenbar die Epidermis und das Grundgewebe der beiden Organplatten, deren Differenzierung bei der Infektion schon weit vorgeschritten ist, durch den Gallenreiz zur Produktion einer Gewebeform gebracht, die dem Kallus histologisch ähnlich ist und ihm auch in der Fähigkeit zum Verwachsen gleicht.

Offenbar spielen sich an vielen Objekten aber auch ohne Gallen oder ähnliche Reize die gleichen Gewebeproliferations- und Verwachsungserscheinungen an der Kontaktfläche benachbarter Organe ab. Eingehende Mitteilungen liegen z. B. über die Plazenten der Orchidee *Selenipedium* vor; an den verwachsenen Stellen greifen alternierend „mit zickzackförmig gebrochenen Wänden“ die Epidermiszellen ineinander; „hin und wieder sieht man sodann an einzelnen Stellen schon tangentielle Teilungen in den Epidermiszellen eintreten. Bei weiter fortgeschrittener Verwachsung haben sich alle Epidermiszellen durch tangentielle und die Tochterzellen zuweilen auch durch radiale oder schiefe Wände geteilt; auch greift die Zellteilung zuweilen in die subepidermale Schicht über; die Tochterzellen wachsen aus, runden sich ab unter Biegung und Verschiebung ihrer Wände, so daß schließlich die beiden Lagen der Epidermiszellen der verwachsenen Stücke in ein dem benachbarten Parenchym gleiches kleinzelliges Gewebe verwandelt sind“ [MAGNUS³⁾]. Lebhaftere Zellenteilungen in der subepidermalen Schicht findet derselbe Autor im Fruchtknoten des *Lilium lancifolium*. Bei monströsen Orchideenblüten und anderen Objekten fand MAGNUS an

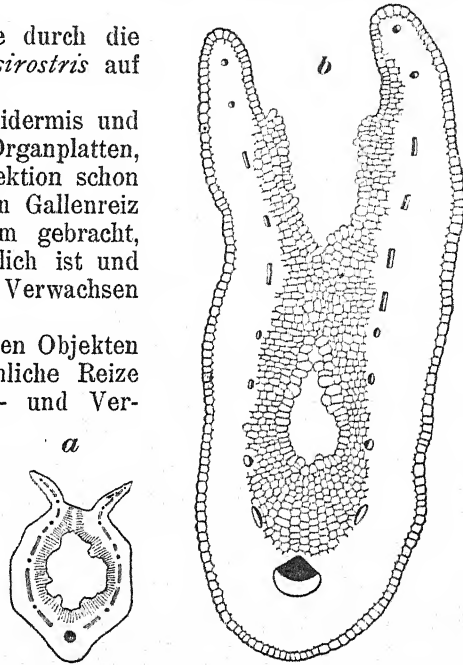


Fig. 233.

Verwachsung von Gallengewebe: *Tychius crassirostris* auf den Blättchen von *Melilotus albus*; a ein gefaltetes Foliolum bei schwacher, b ein ähnliches bei starker Vergrößerung.

Nach Ross.

1) Vgl. KÜSTER, Die Gallen d. Pfl. 1911, 189. — Über Verwachsung benachbarter Gallen gleicher Art vgl. SCHULZE, P., Das Verhalten artfremder u. artgleicher Gallen beim räuml. Zus.treffen usw. (Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1918, 371).

2) Vgl. Ross, Beiträge z. Kenntnis d. Anat. u. Biol. deutscher Gallbildungen I (Ber. d. D. bot. Ges. 1910, 23, 228).

3) MAGNUS, P., Üb. d. histol. Vorgang bei d. Verwachsung schon nicht mehr ganz junger Stadien zweier Organe (Sitzungsber. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1880, 22, 100).

der Verwachsungsstelle eine „schwimmhautähnliche Brücke“ und auf ihr eine Leiste oder einen First — beide erklärt er für Produkte der durch die Verwachsung angeregten vermehrten Zellteilung.

Verwachsung von Blatträndern ist bei den Spreiten laziniater Blätter anscheinend weit verbreitet: sie geht in ähnlicher Weise vor sich, wie es MAGNUS für Blütenorgane geschildert hat; die „Schwimmhaut“ ist oft mehrere Millimeter weit als transparente Masse zu erkennen. Bei der farnblättrigen Buche (*Fagus silvatica* var. *asplenifolia*) besteht die Schwimmhaut nur aus farblosen Zellen, — oder es liegt zwischen diesen noch eine sparsame Schicht grüner Mesophyllzellen¹⁾. Bei der schlitzblättrigen Erle (*Alnus glutinosa* var. *laciniata*) erhebt sich an der Oberseite der Blätter die Schwimmhaut als leicht gewölbte Leiste, auf der Unterseite sind rechts und links von ihr breite Wülste mit Palisadenzellen zu sehen (Fig. 234).

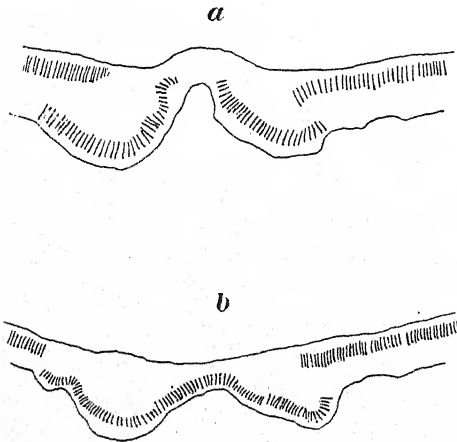


Fig. 234.

Verwachsung bei *Alnus glutinosa* var. *laciniata*: a Querschnitt durch die schwimmhautartige Verbindung der beiden Spreitengipfel; b Querschnitt in größerem Abstand vom Blattrand. Die Palisaden sind durch Schraffierung kenntlich gemacht.

Verwachsungen von Epidermis auf Epidermis, die histogenetisch den von MAGNUS für *Lilium* geschilderten Verhältnissen entsprechen, beobachtete ich 1924 bei *Ligustrum ovalifolium*, dessen Blätter (wohl unter dem Einfluß schwerer Fröste) sich abnorm gefaltet hatten und neben den Verwachsungen viele andere Anomalien aufwiesen. Ähnliche Verwachsungen beobachtete LINGELSHEIM an den Blättern von *Populus trichocarpa* und namentlich reichlich an *Syringa vulgaris*²⁾.

Alle geschilderten Vorgänge des Kontaktes, der Verschmelzung, der plasmodemischen Vereinigung genügen aber in sehr vielen Fällen nicht, um bei Propfungen u. ähnl. aus Reis und Unterlage eine dauernd existenzfähige Verbindung, eine ernährungsphysiologische Einheit hervorgehen zu lassen³⁾. Hierzu bedarf es noch der Verbindung durch Leitbündel. Diese

1) KÜSTER, Üb. *Fagus silvatica* var. *asplenifolia* (Mitt. d. Dendrol. Ges. 1921, 31, 137). LINGELSHEIM, A., Üb. d. Auftreten v. Palisadenparenchym an d. Unters. bifazialer Blätter (Ber. d. D. bot. Ges. 1918, 36, 485); LINGELSHEIMS Vermutung, daß die unterseitigen Palisadenwülste mit Intumescenzen zu vergleichen wären, ist nicht zutreffend.

2) LINGELSHEIM, A., Verwachsungserscheinungen der Blattränder bei Arten der Gattung *Syringa* (Beih. z. botan. Zentralbl. Abt I, 1917, 33, 294); dort einige weitere Literaturangaben.

3) Zahlreiche Einzelheiten über die nach Okulieren oder Pfropfung sich abspielenden Verwachsungsvorgänge geben SCHMITTHENNER, Über histologische Vorgänge bei Okulationen und Kopulationen (Verhandl. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. 1907, 39); OHMANN, Über die Art und das Zustandekommen der Verwachsung zweier Pfropf-

wird auf demselben Wege erreicht, auf dem einheitliches Kallusgewebe sich mit Leitbündeln ausstattet (p. 92 ff.), oder die Reparatur unterbrochener Leitungsbahnen erfolgt (p. 180); namentlich aber treten die Kambien der miteinander verwachsenen Achsenstücke miteinander in Verbindung und liefern zusammenhängende Xylem- und Phloëmschichten. Auf weite Strecken sieht man bei Kakteenimpfungen, bei welchen die Leitbündelzylinder der Symbionten nicht aufeinander passen, neue tracheale Stränge parallel zur Kontaktfläche streichen und auf kürzestem Wege die Verbindung herstellen.

Von großem Interesse ist der von SCHUBERT erbrachte Nachweis, daß bei Monokotylenpfropfungen zwar Kallus gebildet wird, daß auch die Kallusmassen an der Kontaktfläche der Propfsymbionten miteinander verwachsen, und diese wochen- und monatelang am Leben bleiben können, — daß aber keine Leitbündelverbindungen entstehen, und daher die Propfung niemals zu dauerfähigen Verbindungen führt¹⁾. Wie der Anschluß der trachealen Elemente in den beiden Pflropfsymbionten erfolgt, ist wiederholt beschrieben und abgebildet worden; was die Phloëmelemente betrifft, so sind wir über die entsprechenden Vorgänge nur sehr unvollkommen unterrichtet.

Die Wirkungen derjenigen Pflropfungsvorgänge, bei welchen die Sproßpole der beiden Symbionten oder ihre beiden Wurzelpole miteinander verbunden werden, hat namentlich VÖCHTING²⁾ eingehend untersucht. Die Störungen im Faserverlauf, die bei inverser Pflropfverbindung bemerkbar wurden, hat VÖCHTING durch die Polarität der Zellen zu erklären versucht. VÖCHTING hob aus Rüben würfelförmige Stücke heraus und ließ sie in umgekehrter Stellung, bei der Oben und Unten vertauscht waren, wieder einheilen, oder operierte mit verkehrt eingesetzten rechteckigen Rindenstückchen, die aus *Cydonia*-Zweigen herausgeschnitten worden waren. In ähnlicher Weise wie bei normal orientierter Transplantation entstehen zwar auch bei inverser Propfung neue Gefäßbündelverbindungen; aber VÖCH-

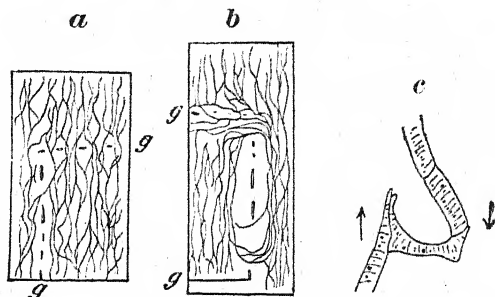


Fig. 235.

Leitbündelverbindung nach normaler und inverser Transplantation. *a* Leitbündelverlauf nach normaler Einfügung des Pflropfstückes (*Beta*); die Grenzen des letzteren sind bei *g—g* durch die Unterbrechungen in der Verwachsungsfläche kenntlich geblieben. *b* Leitbündelverlauf bei longitudinal-inverser Einfügung (*Beta*); Vereinigungen der Gefäßbündel sind fast nur auf der Längsseite zu finden. *c* Inverse Transplantation bei *Cydonia japonica*; zwei Gefäßreihen, die ihre Wurzelpole einander zukehren; eine gekrümmte Gefäßzelle stellt die Verbindung zwischen ihnen her.

Nach VÖCHTING.

symbionten (Zentralbl. f. Bakt. Abt. II. 1908, 21, 232); HERSE, Beiträge zur Kenntnis der histologischen Erscheinungen bei der Veredlung der Obstbäume (Landwirtschaftl. Jahrb. 1908, 37, Ergänzungsb. 4, 71); STEFFEN, Histologische Vorgänge beim Veredeln usw. Diss., Würzburg 1908.

1) SCHUBERT, O., Bedingungen zur Stecklingsbildung und Pflropfung von Monokotylen (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1913, 33, 309).

2) VÖCHTING, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

TING sah diese sich umbiegen und sich seitlich an die bereits vorhandenen Elemente anlegen (Fig. 235), so daß sie mit diesen gleiche Orientierung bekamen. Die Anomalien im Wachstum der trachealen Elemente führen zur Bildung knäuelartiger Aggregate und veranlassen unter Umständen sogar die Entstehung von Geschwülsten an den Propfstellen.

Ebenso wie in der Längsrichtung, besteht auch in der Richtung des Radius eine Polarität, die auf Pfropfungs- und Verwachsungsvorgänge Einfluß ausübt. Werden die Gewebewürfel der Rübe derart in ihre Hölungen wieder eingesetzt, daß außen und innen vertauscht sind, so entstehen ähnliche Strukturbilder wie nach Inversion der ersten Art.

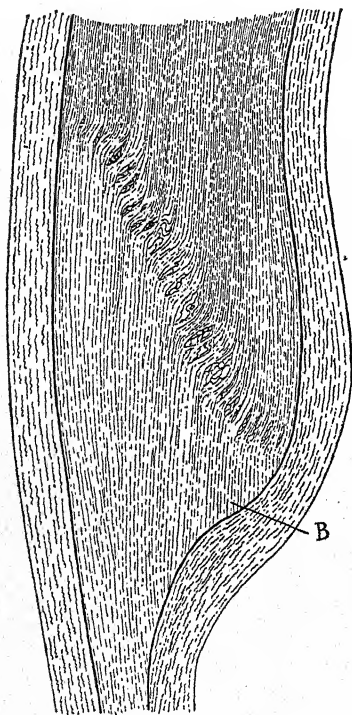


Fig. 236.

Demarkationslinie. Pfropfung zwei verschiedener *Ulmus*-Arten. Das Reis ist stärker in die Dicke gewachsen als die Unterlage; daher bei B scheinbar direkter Übergang der Holz- in die Rindenelemente.

Nach OHMANN.

Wir werden auf die Lehre von der Polarität der Zellen und ihrer Wirkung auf die Gewebestruktur in dem der Entwicklungsmechanik gewidmeten Abschnitt zurückkommen.

Die Grenze zwischen Pfropfreis und Unterlage bleibt oft noch viele Jahre lang erkennbar; namentlich ist auf Längsschnitten durch den Holzkörper eine Zone abweichend gebauten Gewebes sichtbar, die GÖPPERT als Demarkationslinie bezeichnet hat, und die vor allem durch abnormen Faserverlauf gekennzeichnet wird (vgl. Fig. 236); sie erscheint an homo- und heteroplastischen Transplantationen¹⁾.

* * *

Nicht nur Organe, die durchweg aus lebenden Zellen bestehen, können miteinander verwachsen, sondern auch die mit Kork und Borke, d. h. mit umfangreichen Schichten toter Gewebe bekleideten. Das lehren die Ablaktionen, die man überaus zahlreich namentlich in manchen Buchenwäldern, auch in Eichen- und Kiefernbeständen findet, und die Verwachsungen der den Waldboden durchziehenden Baumwurzeln ebenso

deutlich wie die Überwallungswülste, die über Astlöchern oder Wunden anderer Art sich schließlich miteinander verbinden²⁾. In allen diesen

1) GÖPPERT, Über innere Vorgänge beim Veredeln der Bäume und Sträucher, 1874. OHMANN, Über die Art und das Zustandekommen der Verwachsung zweier Pfropfsymbionten (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1908, 21, 232, 246).

2) Vgl. GÖPPERT, Beobachtungen über das sogenannte Überwallen der Tannenstücke, Bonn 1842. HOFFMANN, K., Über anomale Holzbildung (Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen 1878, H. 12). SEIDEL, Über Verwachsungen von Stämmen und Zweigen von Holzgewächsen und ihren Einfluß auf das Dickenwachstum der betreffenden Teile (Sitzungsber. Naturwiss. Ges. Dresden 1879, 161). FRANKE, Beiträge zur Kenntnis der

Fällen kann eine Verwachsung nur dann eintreten, wenn die oberflächlichen toten Schichten in der einen oder anderen Weise beseitigt werden.

Lösung nekrotischer Gewebeanteile. Die erforderliche Beseitigung geschieht entweder dadurch, daß durch ungleichmäßiges Wachstum der Kallusgewebe die trennende tote Gewebeschicht durchbrochen wird¹⁾ — alsdann sieht man diese gleichsam allerhand Verwerfungen durchmachen —, oder dadurch, daß wenigstens stellenweise das tote Gewebe auf dem Wege der Lösung verschwindet²⁾. Auf diese Lösungsvorgänge wird später eingehend zurückzukommen sein („Zytolyse“).

Auf die Frage, ob Pflanzengewebe auch an Fremdkörper sich so fest anschließen können, wie es im allgemeinen nur durch Verwachsung erreicht wird, geben die Gallen der *Biorrhiza pallida* (auf *Quercus*) Aufschluß, deren jugendliches Gewebe so fest mit den Eischalen der Zezidozoon verkleben kann, daß es sich nur schwierig von diesen lösen läßt³⁾.

7. Spaltung der Gewebe.

Daß benachbarte Zellen, die anfänglich mit allen Teilen ihrer Oberfläche einander berührten, sich stellenweise voneinander trennen und Interzellularräume in dem bis dahin lückenlosen Verbands werden lassen, daß ferner diese sich mehr und mehr vergrößern, oder gar die Zellen sich gänzlich voneinander trennen, daß Gewebe in Schichten sich aufspaltet, oder vollkommene Mazeration eintritt, ist im normalen und abnormen Leben der Pflanzengewebe eine häufige Erscheinung, bei der es sich stets um eine partielle oder völlige Aufspaltung der benachbarten Zellen trennenden Wandstücke handelt.

Bei den Nostokazeen, den Konjugaten, den Oidienfäden der Erysiphe und vielen anderen niederen Organismen leitet der Zerfall von Zellreihen in ihre einzelnen Elemente eine Vermehrung der Organismen ein. Die Mechanik des Vorganges hat BENECKE⁴⁾ für fadenbildende Konjugaten eingehend studiert: benachbarte Zellen der Algen liegen nach BENECKE frei nebeneinander und werden nur durch ein die ganze Zellenreihe umspannendes kutikulaähnliches Häutchen zusammengehalten: zerreißt dieses, so zerfällt der Faden in seine einzelnen Zellenstücke. Derartige Sprengungen der äußersten Schicht können sowohl als Folge hinreichend starker Tur-

Wurzelverwachsungen (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1883, **3**, H. 3, 307). ZIEGLER, J., Verwachsene Buchen (Ber. d. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 1886, 59). KÜSTER, Über Stammverwachsungen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, **33**, 487). Die verschiedenen Formen, die durch Verwachsung mehrerer Baumindividuen zustande kommen, hat z. B. KANN-GRESSER (Verwachsungen, Allg. Forst- und Jagdzeitg. 1910, 123) beschrieben: Henkelbäume, zweibeinige Bäume, Querriegelbäume usw. Vgl. ferner zahlreiche Fundberichte in den Mitt. d. D. dendrol. Ges.

1) Vgl. OHMANN, M., Über die Art und das Zustandekommen der Verwachsung zweier Pfropfhybriden (Zentrabl. f. Bakt., Abt. II, 1908, **21**, 232).

2) Einen weiteren ähnlichen Modus der Korkdurchbrechung bzw. der Durchbrechung irgendwelcher, die Symbionten trennenden toten Schichten findet OHMANN a. a. O. darin, daß einzelne Zellen unter gleitendem Wachstum in jene vordringen können. Genauere Untersuchung des Vorganges steht noch aus.

3) BEYERINCK, M. W., Beob. üb. die ersten Entwicklungsphasen einiger Zynipidengallen. Amsterdam 1882, 72.

4) BENECKE, Mechanismus und Biologie des Zerfalls der Konjugatenfäden in die einzelnen Zellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 453). Siehe auch FABER, *Spirogyra tjiibodensis* n. sp. (Ann. jard. bot. Buitenzorg, sér. II, 1912, **11**, 258).

gorsteigerung eintreten, als auch nach Rückgang des Turgors in einzelnen Zellen, der die benachbarten lebendigen Elemente sich dann vorwölben läßt und die Kutikula zum Reißen bringen kann.

Unter abnormen Existenzbedingungen (Mangel an Nährsalzen, Mangel an Feuchtigkeit) sah KLEBS analoge Zerfallserscheinungen bei *Hormidium nitens*¹⁾ eintreten, und TOBLER sah eine Rotalge, *Dasya elegans*, bei künstlicher Kultur in einzelne Zellen zerfallen²⁾.

Durch hohen Turgordruck und durch Wachstum werden die Lockerung der Zellen und die Entstehung von Interzellularräumen befördert; das ist von der Struktur der Wasserpflanzen her bekannt und wiederholt sich bei den Geweben von Pflanzen, die in abnorm feuchter Atmosphäre oder bei Berührung mit Wasser sich entwickeln, und deren Struktur in dem Sinne beeinflußt zu werden pflegt, daß die zwischen den Zellen liegenden Interstitien besonders groß werden.

Daß lebende vegetative Zellen sich voneinander trennen, tritt zwar auch bei höheren Pflanzen gelegentlich als normaler Vorgang ein (Ablösung der Blütenblätter vieler Pflanzen, Zerfall der „Futterhaare“ und ähnl.)³⁾. Im allgemeinen aber haben die weitgehende Lockerung der Zellen voneinander und der ihr folgende Prozeß der vitalen Mazeration einen durchaus pathologischen Charakter. Leicht zugängliche Beispiele geben die hyperhydrischen Gewebe ab, deren Reichtum an Interzellularräumen schon ihr schneeig weißer Glanz verrät, und deren Neigung zu völliger Mazeration namentlich bei den Lentizellenwucherungen und den ihnen ähnlichen Wucherungen an der Durchbruchsstelle von Wurzeln und Knospen (vgl. Fig. 45) ohne weiteres erkannt wird.

In diesem Zusammenhange sind auch gewisse Fälle abnormen Laubfalles zu erwähnen: der Aufenthalt im dampfgesättigten Raume vermag, wie bekannt, die Loslösung der Blätter zu beschleunigen. Ebenso wie bei Entstehung der lockeren hyperhydrischen Gewebe handelt es sich auch hier um besondere Steigerung des Turgors in den der Trennungsschicht angehörigen Zellen, so daß vorzeitige Lösung der Zellen voneinander bewirkt wird. Derselbe Mechanismus des Laubfalles ist auch unter normalen Lebensbedingungen wirksam⁴⁾.

Durch spontane Mazeration werden die beutelförmigen Blattgallen, welche *Oligotrophus bursarius* auf *Glechoma hederacea* erzeugt, von ihrem Substrat abgelöst, indem an der Grenzzone zwischen den Gallen und den normal gebliebenen Spreiteilen die Zellen sich runden, und das Gewebe zerfällt⁵⁾.

Dieselbe Turgorerhöhung und die gleichen Folgen, wie sie nach Zuführung von Wasser erfolgen, lassen sich, wie O. RICHTER gezeigt hat, auch auf anderem Wege erreichen. In einer Kampferatmosphäre gehen die Parenchymzellen der Kartoffelknolle in einer 3–5 mm breiten Zone

1) KLEBS, Über die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, 331.

2) TOBLER, Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomelacee (Ber. d. D. bot. Ges. 1902, 20, 351).

3) Vgl. z. B. JANSE, Imitierte Pollenkörner bei *Maxillaria* sp. (Ber. d. D. bot. Ges. 1886, 4, 277); PENZIG, Sopra un nuovo caso d'imitazione di polline (Atti della soc. lig. di sc. nat. e geogr. 6).

4) Vgl. z. B. WIESNER, J., Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, 23, 49).

5) KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 197.

von außen her völlig aus ihrem Verbande¹⁾ und erfahren „Mazeration bei lebendigem Leibe“.

Im Grunde eine ganz ähnliche Erscheinung liegt vor, wenn zwar keine Isolierung der einzelnen Zellen, aber doch Aufreißen ganzer Organe infolge der durch Turgorerhöhung bedingten Gewebespannungen erfolgt. Die Versuchspflanzen O. RICHTERS zeigen dieselben gewaltsamen Zerreißen der Achsen, die man nach Benetzung an Blütenschäften, an krautigen vegetativen Achsenorganen usw. bekanntlich leicht hervorrufen und nach Regengüssen auch in freier Natur an Früchten, Kohlrabiknollen, Möhren, Radieschen, auch an Kartoffeln²⁾ oft genug beobachten kann. Die Richtung der Sprengung folgt entweder den Meridianen kugelförmiger Organe oder mit „Ringrissen“ (Tomaten, Äpfel usw.) dem Äquator.

Ein anderer Modus der Gewebespannungssteigerung und der Gewebepartitionierung liegt dann vor, wenn benachbarte Gewebeanteile durch ungleich intensives Wachstum gezwungen werden, sich voneinander zu trennen. Zur Bildung großer Interzellularräume kommt es bei der Entstehung vieler Gallen: die jugendlichen Produkte des *Oligotrophus Reaumurianus* (auf *Tilia*) werden oft durch einen umfangreichen Interzellularraum, der parallel zur Oberfläche des infizierten Organs verläuft, unvollkommen gespalten; über ähnliche Spaltungen in den Gallen des *Eriophyes similis* gibt Fig. 141 d Aufschluß; wenn *Eriophyes padis*, welcher im allgemeinen die Blattspreiten von *Prunus padus* infiziert, ausnahmsweise sich auf Stielen oder Achsenteilen seines Wirtes betätigt, so heben sich die zu starkem Wachstum angeregten äußeren Gewebelagen von den tiefer liegenden, am Wachstum nicht oder nur weniger beteiligten ab, so daß eine umfangreiche, hohle Gewebefalte zustande kommt³⁾.

Weiter gesteigert zeigt sich dasselbe Phänomen bei den Gallen einer Milbe (*Epitrimerus trilobus* auf *Sambucus*); die Loslösung beschränkt sich hier auf die Epidermis, die hier und da zu steilen Falten sich aufwirft (Fig. 237 a). In dieselbe Kategorie rechne ich die Kaminerhebungen, welche die Stomata der in feuchter Luft erwachsenden Blätter oft erstaunlich hoch heben; ebensolche Kamine erheben sich zuweilen auf den Blättern panaschierter Pflanzen (s. o. p. 36); BRANSCHIEDT⁴⁾ fand sie an dekapitierten *Helianthus*-Pflanzen (Fig. 237 b), und mit den von ihm beschriebenen Bildungen sind vielleicht auch die von LOSCH beschriebenen Kamine zu vergleichen⁵⁾. Daß gerade in der Nähe der Stomata die Epidermis besonders gesteigertes Flächenwachstum betätigt, erklärt sich wohl aus dem meristematischen Zustand, den die Epidermen in der Nähe der Stomata besonders lange bewahren (BRANSCHIEDT).

An denselben Objekten wie BRANSCHIEDT fand auch SCHRÖDER⁶⁾

1) RICHTER, O., Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika (*Lotos* 1908, 56, H. 3).

2) ZIMMERMANN, Innenspaltung v. Kartoffelknollen (*Zeitschr. f. Pflanzenkrankh.* 1916, 26, 280).

3) Weitere Beispiele bei KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 187, 188.

4) BRANSCHIEDT, Z. Kenntn. d. experim. Beeinflussung der Wachstumsfaktoren in d. Pfl. (*Botan. Arch.* 1923, 4, 181, 184).

5) LOSCH, Übergangsformen zwischen Knospenschuppen u. Laubblättern bei *Aesculus hippocastanum* L. usw. (*Ber. d. D. Bot. Ges.* 1916, 34, 676, 686).

6) SCHRÖDER, W., Z. exper. Anat. v. *Helianthus annuus*. Diss., Göttingen 1912, Fig. 6.

auffallende Epidermisfalten, deren Zellen sogar perikline Teilungen aufzuweisen hatten.

Fig. 238 zeigt den Querschnitt durch die Anthere einer stark vergrünt *Colchicum*-Frühjahrsblüte: in den Pollenbehältern sind nur wenige deformierte Körner sichtbar, die Wände bestehen aus vielen dünn-

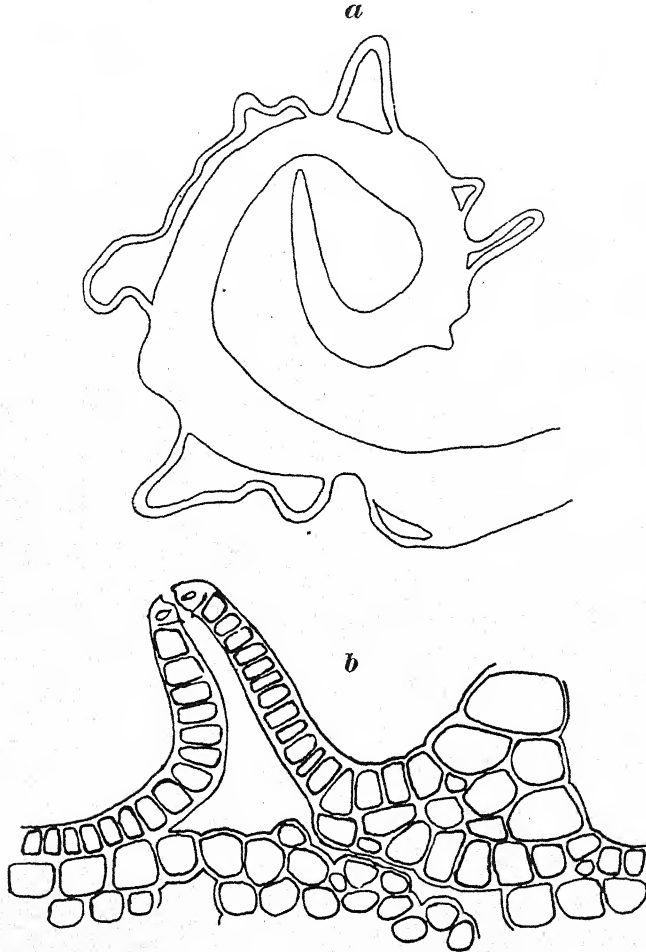


Fig. 237.

Ablösung der Epidermis vom Grundgewebe. *a* Blattrand eines von *Epitrimerus trilobus* infizierten Blattes von *Sambucus*. *b* Kaminbildung an dekapitierten *Helianthus*-Pflanzen. (*b* nach BRANSCHIEDT.)

wandigen Zellenlagen — Faserzellen fehlen ganz; die äußeren Schichten der Antherenwand erfahren erheblich stärkeres Flächenwachstum als die inneren, die als derbe mehrschichtige Kapsel erhalten bleiben und von den äußeren Schichten durch mächtige Interzellularräume getrennt werden. Ähnliche Prozesse sind aus der normalen Histogenese des Laubmoossporogons bekannt.

Durchaus die nämlichen Folgen haben abnorme Differenzen in der Wachstumsintensität bei besonders üppig wachsenden Zweigen der Kirsch- und Apfelbäume: die peripherischen Rindenlagen können bei diesen zu

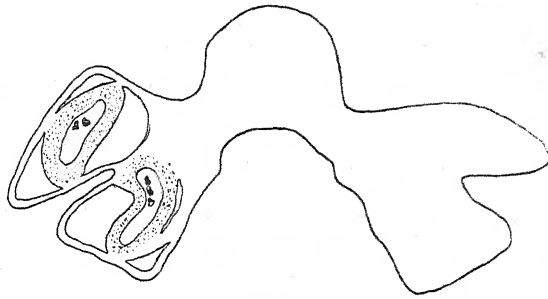


Fig. 238.

Ablösung der äußeren Gewebelagen. Durchschnitt durch die Anthere einer stark vergrünt *Colchicum*-Blüte.

weilen so starkes Flächenwachstum erfahren, daß sie sich von den inneren ablösen¹⁾. Jugendliche krautige Sprosse, die sich im dampfgesättigten Raum entwickeln, zeigen sich an ihrer Oberfläche zuweilen deutlich quer gerunzelt: an diesen Stellen sind Epidermis und die ihr anliegenden Grundgewebsschichten in der Richtung der Organoberfläche besonders lebhaft gewachsen; die tiefer liegenden Schichten haben an diesem Wachstum nicht mit gleicher Intensität teilgenommen, so daß die Bildung einer sich abhebenden Falte und eines großen schizogenen Interzellularraumes nicht ausbleiben konnte (Fig. 239).

Auf ungleich lebhaftes Wachstum (parallel zur Oberfläche des Organs), das zu abnormen Spannungen und zu Zerreißen führt, will GERTZ die Entstehung epiphyller Ascidien zurückführen²⁾. Nachprüfung dieser nicht sonderlich einleuchtenden Angaben steht noch aus.

Von den Zellenformen, welche das ungleich starke Wachstum be-

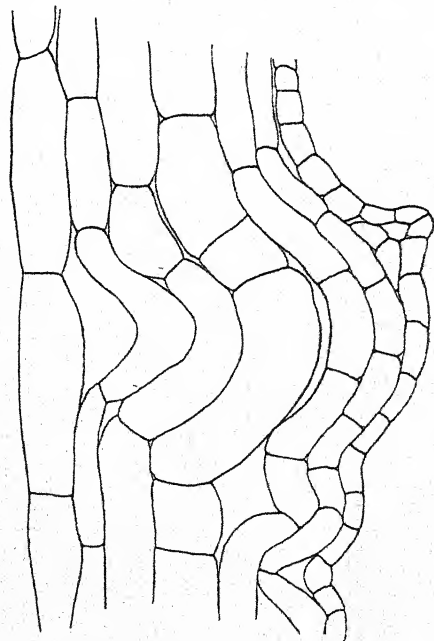


Fig. 239.

Ablösung der äußeren Gewebelagen nach intensivem Wachstum: Längsschnitt durch eine im dampfgesättigten Raum entwickelte Achse von *Fuchsia globosa*; die Epidermis und die ihr anliegenden Grundgewebsschichten haben sich faltenförmig abgehoben.

1) SORAUER, Die mechanischen Wirkungen des Frostes (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 43).

2) GERTZ, Epiphylla ascidier hos *Lappa minor* (SCHKANK) DC. (Bot. Not. 1909, vgl. Bot. Zentralbl. 1909, **111**, 97).

nachbarter Zellschichten und das den trägeren aufgenötigte „passive“ Wachstum zustande bringen, war schon oben (Fig. 127) die Rede.

Gröbliche Zerreißen der Gewebe spielen bei der „endogenen“ Entwicklung vieler Intumescenzen eine große Rolle, indem mächtig heranwachsende Grundgewebszellen die über ihnen liegende Epidermis sprengen (Fig. 36); lokale Wucherungen im Mark oder im Gefäßbündelgewebe, wie sie nach Verwundung, nach Frostwirkung oder nach Infektion durch Parasiten zustande kommen können, zerreißen die am Wachstum nicht teilnehmenden äußeren Lagen; von den Gewebeerstörungen, welche die Entwicklung endogener Gallen begleiten, war schon oben die Rede (Fig. 128 a, 131 u. a.). Daß dieselben Zerstörungen auch von den im Pflanzenkörper sich entwickelnden Parasiten (Äzidien, Uredo- und Teleutosporenlager, Konidienlager der *Albugo candida* usw.) ausgehen, ist bekannt.

Über die Dehiszenz der Gallen und die bei ihr auftretenden Gewebeerreißen (Fig. 159, 160) haben wir bereits früher gesprochen (p. 224).

Noch nicht näher erforscht ist die Mechanik der Gewebetrennung, die bei Entstehung der Frostblasen (s. o. p. 83) die Epidermis vom Mesophyll oder die Schichten des letzteren voneinander über ansehnliche Flächen hin absplattet oder namentlich Kollenchym und andere dickwandige Gewebemassen von benachbarten zartwandigen, das Xylem von dem weichen Phloëm usw. trennt. Auch hierbei entstehen enorme, allseits von lebenden Zellen ausgekleidete Interzellularräume, von deren Füllung durch Kallusgewebe schon früher zu sprechen war (Fig. 49). SORAUER nimmt an, daß in erster Linie Spannungsdifferenzen zwischen den harten und weichen, den wenig und stark kontrahierbaren Gewebemassen die Trennung der einen von den anderen verursachen, und erklärt auf diese Weise auch die Lösung der Epidermis von dem zartwandigen Mesophyll¹⁾. Andererseits ist die spaltende Wirkung der in Interzellularräumen sich bildenden Eismassen nicht zu unterschätzen; NOACK fand in der Tat bei Frostblasen die hohlen Räume mit Eis erfüllt²⁾. Erneute Prüfung der Frage nach der gewebesplattenden Kraft des Eises wäre erwünscht.

Trennung der Zellen auf chemischem Wege wird nach WIESNERS Vorstellungen beim Frostlaubfall anzunehmen zulässig sein: nach WIESNER³⁾ tötet der Frost die bis dahin lebenden Zellen der Trennungsschicht, der saure Inhalt der Zellen erreicht auf dem Wege der Diffusion die Mittellamellen und löst diese, so daß Zerfall des Gewebes erfolgt.

Auch die bei Amygdaleen häufigen Gewebesplattungen, welche nach Trennung der Epidermis vom Mesophyll und der einzelnen Zellen voneinander namentlich bei *Prunus cerasus* zum Phänomen des „Milchglanzes“ führen, sind auf Lösung der Mittellamellen zurückzuführen⁴⁾.

1) SORAUER, Frostblasen an Blättern (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1902, 44); Die mechanischen Wirkungen des Frostes (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, 24, 43).

2) NOACK, Über Frostblasen und ihre Entstehung (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1905, 29).

3) WIESNER, a. a. O. 1905.

4) Vgl. ADERHOLD, Notizen üb. einige im vorigen Sommer beobachtete Pflanzenkrankheiten (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1895, 5, 86); RUHLAND, Zur Phys. d. Gummibildung bei d. Amygdaleen (Ber. d. D. bot. Ges. 1907, 25, 302, 308); GÜSSOW, Der Milchglanz d. Obstbäume (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1912, 22, 385; dort weitere Literaturangaben). Über die Infektion durch *Stereum purpureum* als Ursache des Milch- oder Bleiglanzes der Obstbäume vgl. NEGER, D. Krankh. uns. Waldb. 1919, 22.

Derselbe Lösungs- und Trennungsvorgang ist aus der normalen Anatomie vieler silberfleckiger Pflanzen (*Begonia* usw.) bekannt. Daß sich die Kutinschicht von der Zelluloseschicht der Epidermiszellen trennt, hat PETRI für *Evonymus europaea* festgestellt¹⁾.

8. Zellfusion.

Bei der Verwachsung bleiben die Membranen der miteinander sich verbindenden Zellen erhalten, und die Protoplasten kommen höchstens durch Plasmodesmen in unmittelbare Berührung miteinander. Bei der Zellfusion werden die trennenden Membranen durch Lösung ganz oder teilweise beseitigt, und der lebendige Inhalt benachbarter Zellen fließt zu mehr oder minder umfänglichen Symplasten zusammen.

Normale Fusion lebender Protoplasten spielt in der Ontogenie der Siebröhren, der gegliederten Milchröhren, bei Vorgängen sexueller Zellverschmelzung ihre Rolle.

Daß experimentell Protoplasten zur Fusion gebracht werden können, die normalerweise keinerlei Verschmelzung erfahren, läßt sich auf verschiedene Weise zeigen: man kann die Protoplasten nach Plasmolyse und gewaltsamer Öffnung der Zellulosehüllen befreien und zueinander führen (KÜSTER), oder ansehnlich große Phykomyzetenschläuche öffnen und ihr Plasma kurzerhand in einen von ihnen zusammenstopfen (BURGEFF)²⁾.

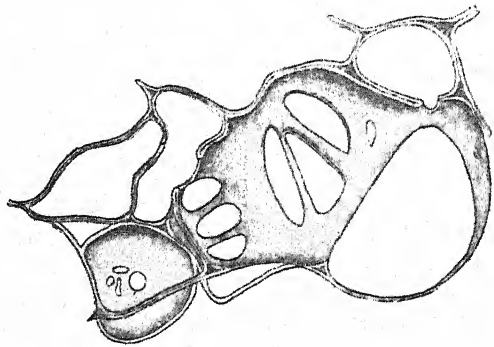


Fig. 240.

Zellfusion. Siebartige Durchbrechung der Membranen (*Urophlyctis pulposa* auf *Chenopodium rubrum*). Nach P. MAGNUS.

Die pathologische Pflanzenanatomie kennt eine Reihe von Fällen, in welchen durch Zellwand lösende Fermente Membranen oder Membranstücke beseitigt und Fusionen ermöglicht werden.

KUSANO und BALLY³⁾ fanden, daß Synchytrien die Membranen der Wirtszellen lösen und Symplasten mit hoher Kernzahl durch Fusion zahlreicher einkerniger Elemente zustande kommen lassen. Der von P. MAGNUS beschriebene Fall⁴⁾ (*Urophlyctis pulposa* auf *Chenopodium rubrum*)

1) PETRI, L., Üb. d. Ursachen d. Erscheinung bleifarbigiger oder silberweißer Blätter an d. Bäumen (Internat. agr.-techn. Rundschau 1917, **8**, 759; vgl. Botan. Zentralbl. 1919, **140**, 246).

2) KÜSTER, Methode zur Gewinnung abnorm großer Protoplasten (Festschrift f. ROUX, Arch. f. Entwicklungsmech. 1910, **30**, 351). BURGEFF, Untersuch. üb. Variabilität, Sexualität u. Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* KUNZE (Flora 1914, **7**, 259). KÜSTER, Exper. Physiol. d. Pflanzenzelle (ABDERHALDENS Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 1, 1924, 961, 1035).

3) KUSANO, On the cytology of *Synchytrium* (Zentralbl. f. Bakt. Abt. II, 1907, **19**, 538); BALLY, Zytologische Studien an Chytridineen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, **50**, 95).

4) MAGNUS, P., On some species of the genus *Urophlyctis* (Ann. of bot. 1897, **41**, 87); Über eine neue unterirdisch lebende Art der Gattung *Urophlyctis* (Ber. d.

ist durch die Entstehung siebartiger Membranperforationen ausgezeichnet (Fig. 240).

Nach Infektion durch *Heterodera radicum* (an *Beta*) erfahren die Zellen nicht nur starkes Wachstum (Riesenzellen, s. o. Fig. 210) und Teilung, sondern es bilden sich in den Wänden Perforationen, welche benachbarte Zellen miteinander verbinden, und durch welche, wie NĚMEC angibt, auch Kerne passieren können. — Nach Infektion durch *H. Schachtii* entstehen abnorm große Zellen nicht durch Wachstum, sondern durch Fusion mehrerer benachbarter Zellen normaler Größe¹⁾.

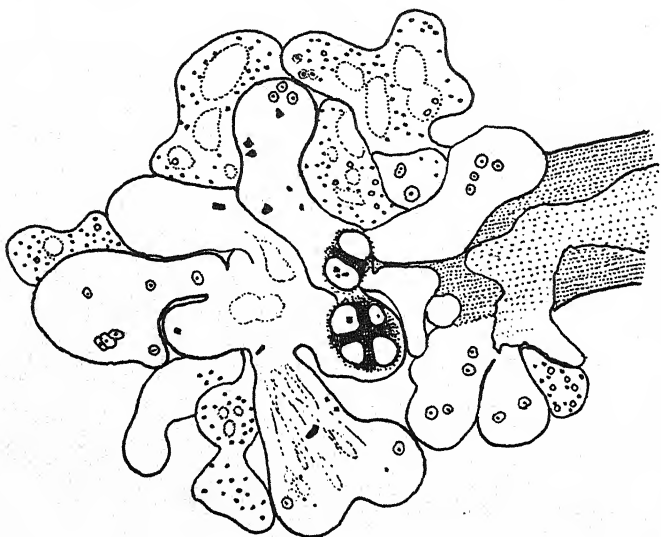


Fig. 241.

Zellfusion zwischen Wirt und Parasit. Fensterplattenähnliche Fusionsstelle zwischen *Chaetocladium* und *Mucor*. Tangentialer Schnitt durch eine Galle.

Nach BURGEFF.

Mit der auf *Mucor* sich entwickelnden *Chaetocladium*-Galle hat BURGEFF²⁾ einen ganz einzigartigen Fall kennen gelehrt, in welchem zwei Zellen verschiedener Herkunft, Wirt und Parasit, miteinander fusionieren: durch lokale Lösung der Wundstellen, an welchen sich jene beiden berühren (Fig. 241), kommt eine Mischung der beiden Kern- und Plasmasorten, kommt die als „Mixochimäre“ bezeichnete Bildung zustande. Sehr zutreffend vergleicht BURGEFF ihre Entstehung mit den beim Sexualakt der Mukorineen sich abspielenden Fusionsvorgängen; was derselbe Autor über die den Parasiten fördernde „Zweckmäßigkeit“ der Mixochimäre sagt, ist wenig überzeugend.

D. bot. Ges. 1901, **19** [145]. Zahlreiche Abbildungen und Literaturangaben bei JONES & DRECHSLER, Crown-wart of Alfalfa caused by *Urophlyctis alfalfae* (Journ. agric. research 1920, **20**, 295).

1) NĚMEC, Über die Nematodenkrankheit der Zuckerrübe (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1911, **21**, 1).

2) BURGEFF, Über den Parasitismus des *Chaetocladium* usw. (Ztschr. f. Bot. 1920, **12**, 1).

Die durch Fusion entstehenden großen Kristallschläuche in der *Spatha* von *Anthurium Scherzerianum* u. a. hält SAMUELS für eine pathologische Bildung¹⁾.

9. Degeneration und Nekrose.

Als Degenerations- oder Desorganisationserscheinungen bezeichnen wir vor allem diejenigen strukturellen und chemischen Veränderungen, welche Zellen oder Teile von solchen unmittelbar vor ihrem Absterben durchmachen. Die Desorganisation des Zytoplasmas, des Zellkernes usw. sind oft die ersten Todesanzeigen. Ist der Tod der Zelle oder Zellenteile ein physiologischer, so werden wir von physiologischer Degeneration (Desorganisation) des Zellinhalts sprechen (Entstehung der Gefäße, des Korkes, herbstlicher Tod der Laubbaumblätter usw.), anderenfalls von einer pathologischen. Die Symptome stimmen bei dieser und jener in allen Punkten überein.

Die Degeneration oder Desorganisation von Zellen und Zellenanteilen ist im allgemeinen irreversibel, eben schon deswegen, weil sie dem Tode vorauszuweichen pflegt. Doch liegt kein Grund vor, in denjenigen Fällen, in welchen die degenerierenden Anteile gerettet und die bereits erfolgten Veränderungen wieder rückgängig gemacht werden, die Termini Degeneration oder Desorganisation zu vermeiden. Davon, welche Degenerationserscheinungen noch heilbar, d. h. reversibel sind, haben wir übrigens bisher nur sehr unvollkommene Kenntnis.

Die Nekrose oder das Absterben der Zellen bildet gleichsam das letzte Glied in der Reihe der Degenerationsprozesse und kann eine Reihe weiterer Veränderungen der Zelle und Zellenteile, postmortale Zersetzungs- und Zerfallserscheinungen, einleiten²⁾. —

In den folgenden Zeilen haben wir es zunächst mit pathologischen Degenerations- oder Desorganisationserscheinungen zu tun, und auch diese sollen nur eine kurze vorläufige Behandlung finden — unsere Kenntnis von ihnen ist noch in jeder Beziehung zu lückenhaft, als daß eine zusammenfassende Darstellung schon möglich wäre; überdies handelt es sich bei ihnen zumeist um „zytologische“ Fragen, die nicht mehr in den Rahmen der vorliegenden Darstellung gehören³⁾. Einige kurze Hinweise auf eine Reihe wichtiger Beobachtungen werden eine zusammenfassende Darstellung des Stoffes hier ersetzen müssen. —

* * *

1) SAMUELS, J. A., A pathol. anat. study of crystal cyst formation in parenchymatous tissue in the genus *Anthurium* (Ann. of bot. 1923, **37**, 159).

2) VERWORN definiert als Nekrobiose diejenigen Prozesse, die, mit einer unheilbaren Schädigung des normalen Lebens beginnend, schneller oder langsamer zum unvermeidlichen Tode führen (Allg. Phys., 5. Aufl., 1909, 380); ich möchte bei den nachfolgenden Erörterungen über Degeneration und Desorganisation auf die Unheilbarkeit der Schädigungen und die Unvermeidlichkeit des Todes nicht denselben Wert legen wie VERWORN bei Formulierung seiner Definition. Über Nekrobiose im Sinne BEYERINCKES s. u. p. 381.

3) Zusammenfassende Arbeiten über Desorganisation: KLEMM, Desorganisationserscheinungen der Zelle (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, **23**, 627); KÜSTER, 1. Aufl., 1903, 264; Neue Ergebnisse auf d. Gebiete d. pathol. Pflanzenanat. (Ergebn. d. allg. Path. usw., 1907, **11**, 387, 397 ff.).

Zellen aller Art und aller Organe können der Desorganisation anheimfallen. Allerdings ist die Widerstandsfähigkeit, mit welcher verschiedenartige Zellen physikalischen und chemischen Agentien widerstehen, bis Anzeichen der Degeneration in ihnen sichtbar werden, oder sie schließlich gänzlich erliegen, sehr ungleich.

Daß Individuen verschiedenen Geschlechts ungleiche Widerstandsfähigkeit haben, hat HABERLANDT für *Spirogyra* nachgewiesen¹⁾. Männliche Zellen sind erheblich empfindlicher als weibliche. Ähnliche Unterschiede würden sich vielleicht auch bei mikroskopischer experimenteller Prüfung der Gewebe diözischer höherer Pflanzen ergeben. FR. WEBER macht auf die geringe Frostwiderstandsfähigkeit der männlichen Pflanzen von *Datisca cannabina* aufmerksam²⁾.

Zellen verschiedenen Alters sind verschieden widerstandsfähig. Im allgemeinen sind jugendliche kräftiger als alte; doch ließen sich auch für das gegenteilige Verhalten Beispiele erbringen. Bei der Bedeutung, die das Alter der Pollenkörner für ihre weitere Entwicklung und Betätigung hat³⁾, läßt sich annehmen, daß an den aus verschiedenen alten Körnern sich entwickelnden Schläuchen die ungleich große Widerstandsfähigkeit ihres Plasmas auch auf mikroskopischem Wege nachzuweisen sein wird.

Besonders wichtig für das Studium der pathologischen Pflanzengewebe ist der Umstand, daß Zellen verschiedenen histologischen Charakters, selbst dann, wenn sie benachbarte Stücke des nämlichen Gewebes sind, desorganisierenden Angriffen gegenüber sich verschieden verhalten. Völlig ausgebildete Schließzellen erweisen sich zwar als widerstandsfähiger als die sie umgebenden Epidermiszellen⁴⁾; andererseits finden wir aber, daß während der Entwicklung der Epidermis Schließzellen vielfach obliterieren, d. h. zugrunde gehen, während die ihnen anliegenden Epidermiszellen sich normal entwickeln; ähnlich steht es um das Obliterieren von Embryosäcken bei Bastardpflanzen⁵⁾ u. a. m. Die Zellen der Haare sind vielfach empfindlicher als die übrigen Zellformen der Epidermis; es ist bekannt, daß bei vielen Pflanzenorganen die Haare frühzeitig absterben, während die ihnen anliegenden Epidermiszellen am Leben bleiben.

1) HABERLANDT, Z. Kenntn. d. Konjugation bei *Spirogyra* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 1890, **99**, Abt. I, 390, 397).

2) FR. WEBER, D. natürl. Tod d. Pfl. (Naturwiss. Wochenschr. 1919, **18**, 449); CORRENS, C., Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrennt geschlechtl. Doldenpflanze (*Trinia glauca*) (Biolog. Zentralbl. 1919, **39**, 105).

3) CORRENS, D. Einfl. d. Alters der Keimzellen auf d. Zahlenverhältnis spaltender Bastarde (D. Naturwiss. 1921, **9**, H. 18, 313). Vgl. auch SPERLICH, A., Die Fähigkeit d. Linienenerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft v. Saisonpfl. mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 1919, **128**, Abt. I, 379).

4) LEITGEB, (Beitr. z. Phys. d. Spaltöffnungsapparate; Mittell. bot. Inst. Graz 1888, H. 2, 123) sah Stomata welkender Blüten von *Galtonia* in Wasser 53°, in heißer Luft sogar 59° ertragen, — und MOLISCH fand die Schließzellen gegen niedrige Temperaturen erstaunlich resistent (*Nicotiana tabacum* bis — 12°; vgl. Unters. üb. d. Erfrieren d. Pfl. 1879, 30); KINDERMANN (Üb. auffallende Widerstandskraft d. Schließzellen gegen schädli. Einflüsse. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 1902, **111**, Abt. I, 490) prüfte mit entsprechendem Resultat die Wirkung von Säuren, Alkalien, Alkohol, Äther, Leuchtgas, auch Sauerstoffentziehung und fand auch die Nebenzellen sehr widerstandsfähig, desgleichen KLUYVER bei Bestrahlung der *Aucuba japonica* mit ultraviolettem Licht (Beob. üb. d. Einwirkung v. ultraviol. Strahlen auf höhere Pfl. Ibid., math.-naturw. Kl., 1911, **120**, Abt. I, p. 1137).

5) TISCHLER, Üb. Embryosackobliteration bei Bastardpfl. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, **15**, 408).

Zellen mit unvollständigem Inhalt und Zellen pathologischer Gewebe verschiedenster Art verfallen der Degeneration leichter als normale. Daß kernlose Zellen eine beschränkte Lebensdauer haben, daß sie minder widerstandsfähig sind als kernhaltige, haben GERASSIMOFF u. a. gezeigt (s. o. p. 328); doch sind auch Zellen mit allzu reichlichem Kernvorrat gefährdet, wie NĚMECS Studien über die syndiploiden Zellen gezeigt haben¹⁾. Dieselbe hohe Empfindlichkeit fand v. WISSELINGH bei abnorm kernreichen Riesenzellen von *Spirogyra*. Nach demselben Autor sind chromatophorenfreie *Spirogyra*-Zellen hinfalliger als solche mit normalem Chloroplastenbesitz, abnorm chromatophorenreiche wachsen besonders üppig²⁾. — Pathologische Gewebe sind oft von geringerer Widerstandsfähigkeit als entsprechende normale: die blassen Anteile panaschierter Blätter gehen früher zugrunde als die normalgrünen; Wundholz und parenchymatische Wundgewebe, die parenchymatischen Gallen der Blutlaus usw., überhaupt viele abnorm wasserreiche, großzellige und dünnwandige Zellarten unterliegen den verschiedensten schädigenden Agentien leichter als normale Gewebe; andererseits freilich bestehen z. B. die Linsengallen der Eiche (*Neuroterus lenticularis* u. a.) aus einem Zellenmaterial, das den Faktoren, welche die Zellen der Wirtsorgane sterben lassen, aufs beste widersteht³⁾. Bei der Entstehung der hyperhydrischen Gewebe erleben wir den Fall, daß die Bildung abnormer Gewebeformen von Anfang an mit degenerativen Veränderungen des Zellinhalts sich kombiniert, daß diese das Krankheitsbild wesentlich charakterisieren helfen, und die beteiligten Zellen bei hinreichend starker Hypertrophie unrettbar dem Tode verfallen.

* * *

Physikalische und chemische Agentien rufen Degenerationserscheinungen in den Pflanzenzellen hervor: allzu hohe und allzu tiefe Temperaturen, hypotonische und hypertonische Lösungen, allzu starke Belichtung, der elektrische Strom, Radium- und Röntgenstrahlen, mechanische Insulte, Behandlung mit Säuren, Alkalien, Giften aller Art.

Die Symptome der Zellendesorganisation weisen größte Mannigfaltigkeit auf; wir beschränken uns auf die Erwähnung einiger besonders auffälliger⁴⁾.

Vakuolige Degeneration des Zytoplasmas, bei welcher in diesem zahlreiche große oder kleine Vakuolen sichtbar werden und dem Zytoplasma die Struktur eines relativ groben Schaumes geben, tritt bei Hunger, nach elektrischer Reizung (KLEMM a. a. O.), nach Verwundung [NĚMEC⁵⁾], nach Behandlung mit Alkalien, nach mechanischem Druck [DEGEN⁶⁾]

1) NĚMEC, a. a. O. 1910, 77 ff.

2) Literaturnachweise bei KÜSTER, *Experim. Physiol. d. Pflanzenzelle* (ABDERHALDENS Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil 1, 1924, 961, 1046).

3) Über die Lebensdauer der Gallengewebe vgl. KÜSTER, *Gallen der Pflanzen*, 1911, 350 ff.

4) Eingehende Verarbeitung der vorliegenden Literatur bei LUNDEGÅRDH, H., *Zelle u. Zytoplasma* (LINSBAUERS Handb. d. Pflanzenanatomie 1, 1922, 264 ff und TISCHLER, a. a. O. 1921/22, 683 ff.

5) NĚMEC, *Die Reizleitung u. d. reizleitenden Strukturen bei d. Pfl.* Jena 1901.

6) DEGEN, *Untersuch. üb. d. kontraktile Vakuole u. die Wabenstruktur der Protoplasten* (Bot. Zeitg. 1905, 63, 163)

und nach anderen schädigenden Beeinflussungen auf¹⁾. Der Inhalt lebender Zellen, die in Wasser zwischen Objektträger und Deckglas beobachtet werden, verfällt oft zusehends der vakuoligen Degeneration, indem das Plasma immer größere Schaumstruktur annimmt.

Körnige Degeneration des Zytoplasmas. Daß im Zytoplasma Niederschlagspartikel sichtbar werden, ist eine häufige Erscheinung, die vornehmlich dann eintritt, wenn unter der Einwirkung chemischer Agentien in dem Zytoplasma unlösliche Verbindungen entstehen [vgl. KLEMM²⁾, FISCHER³⁾, DEGEN a. a. O., WISELINGH⁴⁾], — oder wenn durch Wasserentziehung die im Zytoplasma enthaltenen Lösungen so konzentriert werden, daß ein Teil der gelösten Substanzen ausfällt⁵⁾. BERTHOLD⁶⁾ hat darauf aufmerksam gemacht, daß im Zytoplasma auch übersättigte Lösungen vorliegen können, aus welchen schon bei Erschütterungen Niederschläge ausfallen. Die extranuklearen Nukleolen, deren Entstehung NĚMEC⁷⁾ geschildert hat, sind Niederschlagspartikel, die bei Temperaturerniedrigung, unter Einfluß der Verwundung, beim Welken oder Plasmolysieren oder nach Behandlung mit Anästheticis entstehen können.

Über „Lebendfällung“ von sog. aktivem Eiweiß, das viele Forscher für Gerbstoff halten, haben LOEW und BOKORNY zahlreiche Arbeiten veröffentlicht⁸⁾. 0,1—5%ige Lösungen von Koffein und Antipyrin bringen in Protoplasma und Zellsaft lebender Zellen glänzende Tropfen zum Ausfallen (Proteosomen).

Fettige Degeneration, bei der sich die Zellen mit Fettröpfchen füllen, ist namentlich an Pilzzellen oft zu beobachten (alternde Kulturen von Schimmelpilzen usw.).

Glykogen Degeneration, d. h. abnorme Anhäufung von Glykogen beobachtete IWANOFF⁹⁾ bei Pilzen, die unter dem Einfluß abnormer Ernährungsverhältnisse sich entwickelt hatten.

Zellulose Degeneration ist degenerative Umwandlung des Zytoplasmas in Zellulose oder in eine der Zellulose ähnliche Substanz. NAWASCHIN¹⁰⁾ gibt an, daß in den von *Plasmodiophora brassicae* infizierten Zellen der Kohlwurzeln in späteren Stadien der Entwicklung gewisse

1) Vgl. WENT. Die Vermehrung d. normalen Vakuolen durch Teilung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, **19**, 295; dort weitere Literaturangaben).

2) KLEMM, Beitr. z. Erforsch. d. Aggregationsvorgänge in lebenden Pflanzenzellen (Flora 1892, **75**, 395).

3) FISCHER, A., Fixierung, Färbung u. Bau d. Protoplasten. Jena 1899.

4) v. WISELINGH, On intravital precipitates (Rec. trav. bot. néerland. 1914, **11**, 14; dort weitere Literaturangaben).

5) Vgl. z. B. NĚMEC, Üb. exper. erzeugte Neubildung v. Vakuolen in hautumkleideten Zellen (Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wiss. 1900); auf dem gleichen Wege entstehen auch granuläre Ausfällungen in der Vakuolenflüssigkeit.

6) BERTHOLD, Studien üb. Protoplasma-mechanik. Leipzig 1886, 64ff.

7) NĚMEC, Üb. Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen (Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wiss. 1899); KÜSTER, a. a. O. 1907; dort weitere Literaturangaben.

8) Vgl. z. B. BOKORNY, TH., Üb. d. Einwirkung basischer Stoffe auf d. lebende Protoplasma (Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, **19**, 206). LOEW & BOKORNY, Z. Chemie d. Proteosomen (Flora 1892, **76**, 117); MOLISCH, Mikrochemie d. Pfl., 2. Aufl. 1921, 402; v. WISELINGH, On intravital precipitates (Rec. trav. bot. néerland. 1914, **11**, 14). KÜSTER, a. a. O. 1924, 976.

9) IWANOFF, Üb. d. Wirkung einiger Metallsalze u. einatomiger Alkohole auf d. Entwickl. der Schimmelpilze (Zentralbl. f. Bakt. Abt. II, 1904, **13**, 139).

10) NAWASCHIN, Beobacht. üb. d. feineren Bau u. Umwandlungen v. *Plasmodiophora brassicae* WOR. im Laufe ihres intrazellularen Lebens (Flora 1899, **136**, 404).

Plasmalamellen, die vorher vielleicht Membranen der Vakuolen waren, dieselben mikrochemischen Reaktionen wie die Zellwände geben. Von SWELLENGREBEL¹⁾ wurde ermittelt, daß nach Verwundung der Kartoffelknollen die der Wundfläche anliegenden unverletzten Zellen nicht nur ihre Wände verkorken lassen, sondern daß auch die zwischen den Stärkekörnern liegenden Zytoplasmalamellen eine besondere Widerstandsfähigkeit gegenüber konzentrierter Schwefelsäure bekommen; diese verkorkten Septen der Zelle verschmelzen mit der Zellhaut. Ähnliche Vorgänge treten nach VERSCHAFFELT an verwundeten Amaryllideenzwiebeln (*Zephyranthes*, *Sprekelia*, *Hemerocallis*) auf²⁾ und sind vermutlich im Pflanzenreiche weit verbreitet. Die Zellulosebälkchen, welche NOLL³⁾ im Lumen der in Kultur gehaltenen *Bryopsis*-Schläuche fand, entstehen offenbar in derselben Weise durch Zellulosedegeneration von Zytoplasmasträngen wie die von TISCHLER u. a. in Embryosäcken, von MATTIROLO in Samenschalen usw.⁴⁾ gefundenen.

Daß namentlich in umfangreichen Zellen nach Verwundung ansehnliche Teile des Zytoplasmas in zelluloseähnliche Substanzen verwandelt werden können, war schon im speziellen Teil (s. o. p. 167 ff.) zu erörtern; ebenso wie bei der Bildung von Zellulosepfropfen in Brennhaaren usw. handelt es sich auch bei der Ausfällung der kristallinischen Wundverschlüsse der *Bryopsis*-Schläuche (s. o.) um Prozesse, die nicht dem Tod der Zellen vorausgehen oder ihn bedingen, sondern das Leben der Zelle vielleicht sogar retten; wir sehen, daß bei diesen und ähnlichen Vorgängen nur ein Teil der Zelle degeneriert und dem Tode verfällt, während der übrige dauernd erhalten bleibt.

Erhebliche Teile des Zytoplasmas oder sogar des gesamten Zelleninhalt sehen wir unter Erstarrung sterben in den von KRABBE⁵⁾ studierten Bastfasern, deren Lumina regelmäßig abwechselnd Erweiterungen und Einschnürungen zeigen; die in den Erweiterungen liegenden Zytoplasmaportionen umkapseln sich mit Zellulose, wobei statt der einfachen Membrankappen auch unförmliche Zellulosemassen zur Ausbildung kommen können; „die Grenze zwischen Protoplasma und Zellulose ist in solchen Fällen nicht selten eine verschwommene, man hat den Eindruck, als ob das Protoplasma stellenweise zu Zellulose gleichsam erstarrt sei“. Auch die von E. SCHMIDT⁶⁾ in alternden Haaren gefundenen „Füllmassen“ gehören vielleicht hierher. —

Degenerative Membranverdickungen möchte ich in denjenigen lokalen Zelluloseablagerungen sehen, die als zentripetale, halb-

1) SWELLENGREBEL, in Arch. néerl. sc. exact. et nat. sér. II, 1908, **13**, 151, zitiert nach VERSCHAFFELT (s. nächste Anmerkung).

2) VERSCHAFFELT, E., Réactions cicatricielles chez les Amaryllidées (Rec. trav. bot. néerland, 1907, **41**).

3) NOLL, Exper. Unters. üb. d. Wachstum d. Zellmembran (Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges. 1893, **15**, 101).

4) Vgl. z. B. TISCHLER, Üb. d. Verwandlung v. Plasmasträngen in Zellulose im Embryosack bei *Pedicularis* (Ber. Königsberger Physik.-Ökonom. Ges. 1899); DOP, Rech. sur le rôle des différenciations cytopl. du suçoir micropylaire de l'albumen de *Veronica persica* etc. (Rev. gén. de bot. 1914, **25** bis, 167; dort weitere Literaturangaben); MATTIROLO, Sullo sviluppo e sulla natura dei tegum. seminali nel genere *Tilia* L. (N. giorn. bot. ital. 1885, **17**, 289; Beobachtungen an *T. heterophylla*).

5) KRABBE, Ein Beitrag z. Kenntnis d. Struktur u. d. Wachstums vegetabilischer Zellhäute (Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, **13**, 346, 420).

6) Vgl. STRASBURGER, Üb. d. Bau u. d. Wachstum d. Zellhäute. Jena 1882, 139. „Kallöseartige“ Füllsubstanz in Wurzelhaaren beobachtete RIDGWAY (The occurrence of callose in root hairs, Pl. World 1913, **16**, 116).

kugelförmige, zapfenähnliche oder unregelmäßig gestaltete Vorsprünge an die Membran im Wachstum gehemmter und irgendwie geschädigter Zellen sich ansetzen. Sie sind für Objekte der verschiedensten Art bereits beschrieben¹⁾ und — wie die unten stehende Literaturübersicht erkennen läßt — besonders oft für die durch Spitzenwachstum sich vergrößernden Zellenformen. Von den normalen Wandverdickungen unterscheiden sie sich durch die Unregelmäßigkeit ihrer Form und ihrer Verteilung und durch das Fehlen jedweder Tüpfelung.

Von den mir bekannten Objekten sind die Zellen des *Oedogonium pluviale* wohl am reichlichsten mit allerhand unregelmäßigen Membranverdickungen ausgestattet zu finden (Fig. 242); sie entstehen in alten Kulturen, welche Mangel an Nährsalzen leiden, und deren Photosynthese noch ihren Fortgang nimmt, während assimilatives Wachstum der Zellen ausgeschlossen ist²⁾. Die Membranmassen gleichen in ihrem Lichtbrechungsvermögen durchaus dem der Zelluloseringe, deren Bildung bei *Oedogonium* die Zellteilung und Querwandbildung einleitet. Für andere Objekte liegt bisher keine Analyse der zur Membranverdickung führenden Bedingungen vor.

In diesem Zusammenhange dürfen vielleicht auch die „Stäbe“ erwähnt werden, die SANIO zuerst in den Tracheiden von *Hippophaë rhamnoides* „nach Art von Leitersprossen“ von einer Wand zur anderen durch das Lumen ausgespannt gefunden und später für die Tracheiden der Kiefer nachgewiesen hat³⁾. Auf die Erörterung ihrer Entwicklungsgeschichte kann hier nicht eingegangen werden⁴⁾.

Zu Degenerationserscheinungen derselben Art dürften, wenn PETRIS⁵⁾

1) Vgl. z. B. SCHAARSCHMIDT, Zellhautverdickungen und Zellulinkörper bei *Vaucheria* und *Chara* (Bot. Zentralbl. 1885, **22**, 1); STAHL, Über den Ruhezustand der *Vaucheria geminata* (Bot. Zeitg. 1879, **37**, 129); HEINRICHER, Zur Kenntniss der Algengattung *Sphaeroplea* (Ber. d. D. bot. Ges. 1883, **1**, 433); NOLL, Exper. Untersuch. üb. d. Wachstum der Zellmembran (Abhandl. Senckenberg. Naturf. Ges. 1883, **15**, 101); DEGAGNY, Sur le tube pollinique etc. (C. R. Acad. Sc. Paris 1886, **102**, 230); ZACHARIAS, Ü. Entstehung u. Wachstum der Zellhaut (Ber. d. D. bot. Ges. 1888, **6**, LXIII); HABERLANDT, Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkernes (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, 1889, **93**, 190); TOMASCHEK, Ü. d. Verdickungsschichten an künstlich hervorgerufenen Pollenschläuchen von *Colchicum autumn.* (Bot. Zentralbl. 1889, **39**, 1); RACIBORSKI, Ü. d. Einfl. äußerer Beding. auf d. Wachstumsweise d. *Basidiobolus ranarum* (Flora 1896, **32**, 113); SOKOLOVA, Ü. d. Wachstum d. Wurzelhaare u. Rhizoiden (Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1897, 167); LÄMMERMAYR, Ü. eigentümlich ausgebildete innere Vorsprungbildungen in den Rhizoiden von Marchantien (Österr. Bot. Zeitschr. 1898, **50**, 321); PORTHEIM LÖWI, Unters. üb. d. Entwicklungsfähigkeit der Pollenkörner in verschiedenen Medien (Österr. Bot. Zeitschr. 1909, **59**, 134); TOBLER, Eigenwachstum d. Zelle u. Pflanzenform (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 527, 552); ORBAN, Gr., Unters. üb. d. Sexualität v. *Phycomyces nitens* (Beih. z. Bot. Zentralbl., Abt. I, 1919, **36**, 1, 13).

2) Nach unveröffentlichten Beobachtungen von H. FREUND-Halle a. S.

3) SANIO, Vergleich. Untersuchungen üb. d. Elementarorgane d. Holzkörpers (Bot. Zeitg. 1863, **21**, 85); Anat. d. gemeinen Kiefer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1873/74, **9**, 58).

4) Vgl. RAATZ, D. Stabbildungen im sekund. Holzkörper unserer Bäume u. die Initialentheorie. Diss., Berlin 1891; MÜLLER, C., Ü. d. Balken in d. Holzelementen d. Konif. (Ber. d. D. bot. Ges. 1890, **8**, [17]); dort auch Hinweise auf ähnliche Beobachtungen DEMETERS — Mark der Urtikazeen, STOLLS — *Hibiscus* — u. a.; die frühesten Mitteilungen und Abbildungen bei WINKLER, C., Z. Anat. d. *Araucaria brasiliensis* (Botan. Zeitg. 1872, **30**, 381). Zusammenfassende Darstellung bei JEFFREY, E. CH., The anatomy of woody plants, 2 edit. 1922, 68, 323. Referat über neueste Beiträge in Bot. Gaz. 1924, **78**, 124.

5) PETRI, Ricerche istol. sopra le viti affette da rachitismo (Rendic. Accad. Linc. 1911, **20**, 155); Signif. patol. di cord. endocell. nelle viti affette da arricciamento

Angaben zutreffend sind, auch die intrazellularen Stränge zu rechnen sein, die der genannte Forscher in den Zellen „krauternder“ Reben — und zwar in Geweben der verschiedensten Art — gefunden und als „cordoni endocellulari“ eingehend beschrieben hat, und welche meist zahlreiche, reihenweise nebeneinander liegende Zellen durchziehen, wie es in Fig. 243 und 244 dargestellt ist.

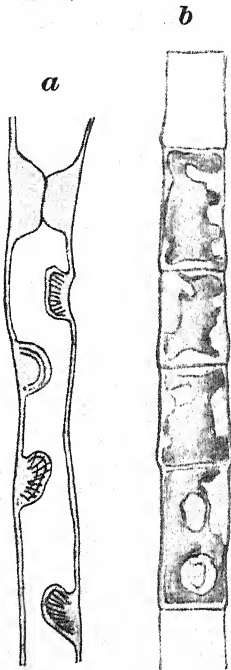


Fig. 242.

Degenerative Membranverdickungen.
a Rhizoide von *Lunularia* mit sphärökristallartigen Verdickungen; nach LÄMMERMAYER; b Faden v. *Oedogonium pluviale*.

PETRI bringt die Entstehung dieser Stäbe mit dem Wirken der Zellkerne zusammen und begegnet sich hierin mit v. GUTTENBERG¹⁾, der in den Gallen des *Exoascus deformans* auf *Alnus incana* die Epidermiszellen von querwandähnlichen Septen durchzogen fand, die nach seiner Ansicht von den degenerierten Zellkernen geliefert werden.

PETRI fand, daß die von ihm beschriebenen Bildungen durch starke Abkühlung künstlich hervorgerufen werden können; über die Beziehungen der Stäbe zu den Erscheinungen des „Krautern“ oder des „roncet“ sind die Akten wohl noch nicht geschlossen. Die Ähnlichkeit der cordoni endocellulari mit den „Infektionsschläuchen“ parasitisch lebender Bakterien ist — PETRI'S Abbildung nach zu schließen — bemerkenswert groß²⁾.

Fremdkörper tierischen Ursprungs in lebenden Zellen. — Die stäbchen- und röhrenähnlichen Gebilde, die nach dem Stich der Reblaus in den Zellen des Wirtes sicht-

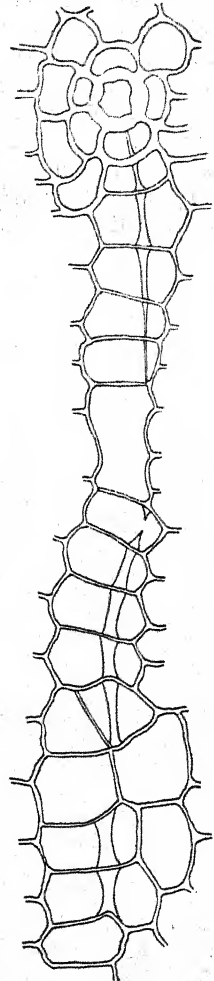


Fig. 243.

Degenerationserscheinungen. Intrazelluläre „Stäbe“ im primären Gewebe (Epidermis von *Vitis vinifera*). Die „Stäbe“ führen durch zahlreiche Zellen der Epidermis zu einer Haarnarbe hin.

Nach PETRI.

(ibid. 1912, **21**, 113); Sul significato patol. dei cordoni endocellulari nei tessuti della vite (Rendic. Accad. Lincei 1913, **22**, 174; vgl. auch 1914, **23**, 154); MAMELI, Sulla presenza dei cord. endoc. nelle viti sane e in quelle affette da „roncet“ (ibid. 1913, **22**, 879); Sulla presenza dei cord. endoc. nei tess. della vite e di altre dicotiledoni (Atti ist. bot. Pavia 1914, **16**, 47; vgl. auch ibid. 41) und die von ihnen zitierte Literatur).

1) v. GUTTENBERG, Beitr. z. phys. Anat. d. Pilzgallen. Leipzig 1905, 17.

2) Man vgl. z. B. die von DALE neuerdings gegebenen Abbildungen (A bacterial disease of potato leaves. Ann. of bot. 1912, **26**, 133, pl. XVI, fig. 20 u. a.).

bar werden, sind schon wiederholt untersucht und in verschiedenem Sinne gedeutet worden. PETRI findet, daß der Reblausspeichel bei der Vermischung mit dem Zellinhalt Niederschläge entstehen läßt, die wie eine Scheide den Rüssel des Tieres umgeben und auch nach dem Zurückziehen des Saugorganes unverändert erhalten bleiben. Diese Niederschlagsmassen bestehen nach PETRI aus Kallose, zum Teil aus unlöslichem Kalziumpektat; ältere Scheiden erscheinen oft braun, weil ihre äußeren Schichten reich an oxydiertem Gerbstoff sind. Die verästelten Formen, in welchen sich die Rüsselscheiden zuweilen zeigen, erklärt PETRI¹⁾ dadurch, daß die Reblaus ihren Rüssel

b

a

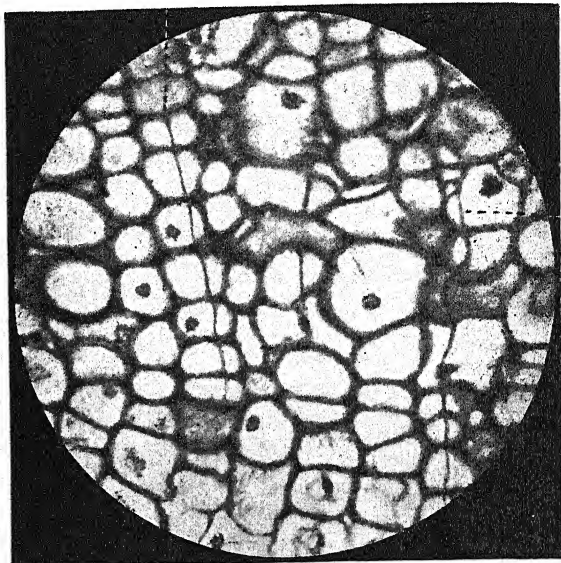
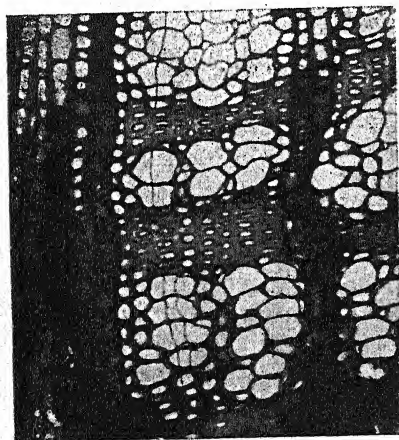


Fig. 244.

Degenerationserscheinungen. Intrazelluläre „Stäbe“ im sekundären Gewebe (Holz von *Vitis vinifera*). Nach PETRI.

nach seiner Umhüllung mit Niederschlagsmasse eine Strecke weit zurückzieht und ihn — die Scheide durchstoßend — seitlich wieder in den Zelleninhalt steckt; jedesmal erfolgt wieder dieselbe Niederschlagsbildung, so daß schließlich mit der Form eines mehrfach verästelten Gebildes die Bewegungen des Rüssels registriert erscheinen²⁾. Auch andere Insekten — Aphiden und Kokziden — rufen gleiche Bildungen hervor³⁾.

Nach ZWEIFELT kommen die „Scheiden“ in der Weise zustande, daß die Tiere einen Speichel absondern, der dem in das Gewebe der Wirtspflanzen eindringenden Borstenbüschel stets vorausfließt, so daß letzterer

1) PETRI, Üb. d. Wurzelfäule phylloxerierter Weinstöcke (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1909, **19**, 18ff.)

2) Vgl. PETRI, a. a. O. 1909, 27.

3) Vgl. PETRI, Einige Bemerkungen üb. d. Rolle d. Milben bei der *Dactylopius*-Krankheit der Reben (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1908, **21**, 375); WOODS, Stigmonose a disease of carnations and other pinks (U. S. Departm. of Agricult. 1900, Bull. Nr. 19). WELLS, B. W., Early stages in the developm. of certain *Pachypsylla* galls on *Celtis* (Americ. journ. of bot. 1920, **7**, 275).

stets in Speichelmasse eintaucht und durch sie mit einer später teilweise erhärtenden Scheide sich umgibt. ZWEIGELT sah die Stiche der Aphiden bis ins Phloëm, seltener (*Evonymus*, *Ribes*) bis ins Xylem und darüber hinaus (Fig. 245) vordringen¹⁾.

Andere Deutungen derselben Spuren der Infektion durch saugende Insekten haben MILLARDET („bourrelets de cellulose“) und PRILLIEUX²⁾ gegeben; BÜSGEN³⁾ erkannte in ihnen als erster Exkrete der Parasiten.

* * *

Vakuolige Degeneration des Zellkerns, die Bildung kleinerer oder größerer Vakuolen in den Kernen geschädigter Zellen, die sich mit erheblicher Aufblähung des Zellkerns kombinieren kann, erfolgt unter denselben Bedingungen, welche zur vakuoligen Degeneration des Zytoplasmas führen

[KLEMM⁴⁾]. NĚMEC⁵⁾ findet, daß unter dem Einfluß wasserentziehender Mittel sich Vakuolen im Zellkern bilden;

die Kerne meristematischer Zellen erweisen sich in diesem Punkte empfindlicher als die alter Zellen. Auch der Nukleolus wird vakuolig; gelangt er in die Vakuole des Zellkerns, so kann er resorbiert werden. Führt man den Zellen wieder Wasser zu, so können die Kerne so stark anschwellen, daß sie platzen. Dasselbe läßt sich auch durch Chloroformierung erreichen. Schwellungen und morulaähnliche Deformationen der Zellkerne beobachtete KÜSTER nach Plasmolyse⁶⁾. Geplatze Kerne fand v. GUTTENBERG⁷⁾ in den Gallen der *Ustilago maydis* (auf *Zea mays*) u. a. Unter dem Einfluß des Frostes sahen MATRUCHOT und MOLLIARD die Kerne

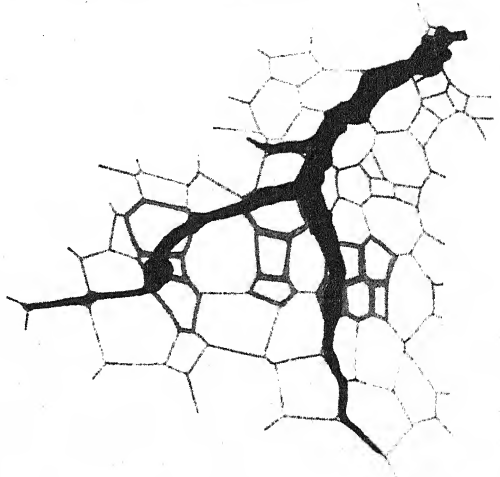


Fig. 245.

Niederschlagsbildungen nach Aphidenstich. Verästelte Rüsselscheide, die durch Phloëm und Xylem bis ins Mark vordringt. Nach ZWEIGELT.

1) ZWEIGELT, FR., Beitr. z. Kenntnis d. Saugphänomene der Blattläuse u. d. Reaktion d. Pflanzenzelle (Zentralbl. f. Bakteriöl., Abt. II, 1915, **42**, 265). Vgl. auch ZWEIGELT, FR., Blattläusegallen, unter bes. Berücksichtigung d. Anat. u. Ätiologie (ibid. 1917, **47**, 408).

2) MILLARDET, Hist. d. princip. var. et espèces de vignes d'origine améríc. qui résistent au *Phylloxera*, Paris, Bordeaux, Milan, 1885, 8 (zitiert nach BÜSGEN, s. nächste Anm.); PRILLIEUX, Études d. altérations prod. dans le bois du pommier etc. (Ann. inst. nat. agron. 1877—1878, **2**, 39).

3) BÜSGEN, Der Honigtau (Biologische Untersuchungen über Pflanzen u. Pflanzenläuse. Jena 1890).

4) KLEMM, a. a. O. 1895; KÜSTER, a. a. O. 1907.

5) NĚMEC, Über Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen (Sitzungsbericht Böh. Ges. Wien 1899); Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 191 u. a.

6) KÜSTER, Üb. Schwellungsdeformationen bei pflanzl. Zellkernen (Zeitschr. f. wiss. Mikr. 1921, **38**, 350).

7) v. GUTTENBERG, a. a. O. 1905.

vakuolig werden¹⁾. Über abnorme vakuolige Veränderungen der Chromosomen und die Restitution des normalen Zustandes vgl. NĚMEC²⁾. Ähnliche Formen der Degeneration liegen wohl bei dem „Karyophysem“ vor, das *Caryococcus hypertrophicus*, ein kernbewohnender Spaltpilz, an Euglenen hervorruft³⁾.

Körnige Degeneration des Zellkernes hat KLEMM (a. a. O.) nach Einwirkung derselben Faktoren beobachtet, die das Zytoplasma körnig werden lassen.

Schwund des Chromatins und der Nukleolarsubstanz sind in den Kernen hungernder Zellen beobachtet worden. Über den Einfluß der Temperatur hat SCHRAMMEN⁴⁾ Untersuchungen angestellt: bei niederen Temperaturen sind die Kerne arm an Chromatin, enthalten aber große Nukleolen, während umgekehrt bei erhöhter Temperatur die letzteren schwinden, und der Chromatingehalt steigt. Chromatinabnahme beobachteten MATRUCHOT und MOLLIARD⁵⁾ bei der Gärung, KÖRNICKE⁶⁾ nach Einwirkung der Röntgen- oder Radiumstrahlen, v. GUTTENBERG⁷⁾ nach Infektion durch *Ustilago maydis* (auf *Zea mays*); NAWASCHIN⁸⁾ beschreibt den Kern der von *Plasmodiophora brassicae* infizierten Zellen als leeren, zusammengefallenen Schlauch, in dessen Falten ein oder mehrere Nukleolen und saftreiche erytrophile Körnchen liegen.

Von großem Interesse sind die von KLEBS⁹⁾ beschriebenen reversiblen Veränderungen der in den Zellkernen von Euglenen sichtbaren Struktur: bei mechanischem Druck verschwindet diese, der Kern wird homogen; nach Aufhebung des Druckes wird die Struktur wieder erkennbar.

Schwund der Blepharoplasten. — Besonderes Interesse beanspruchen die Erfahrungen WERBITZKIS¹⁰⁾, nach welchen es möglich ist, durch die Behandlung mit Verbindungen von orthochinoider Konstitution Trypanosomen (Nagana-Stamm *ferox*) blepharoplastenfrei werden zu lassen; von den Blepharoplasten bleibt nur das Zentriol. Der Schwund ist ein umkehrbarer Vorgang: blepharoplastenfreie Individuen liefern nach mehreren Passagen wieder normale.

Vom amitotischen Zerfall der Zellkerne war schon oben die Rede (p. 336); ist die Fragmentation eine unvollkommene, so kommt es zu allerhand „amöboiden“ Zellformen; die amitotische Teilung scheint insofern irreversiblen Veränderungen des Zellkerns Ausdruck zu geben, als die

1) MATRUCHOT & MOLLIARD, S. certains phénomènes présentés par les noyaux sous l'action du froid (C. R. Acad. Sc. Paris 1900, **130**, 788).

2) NĚMEC, a. a. O. 1910, 181, 185, 267 ff.

3) DANGEARD, J. A., Rech. s. l. Eugléniens (Le botaniste sér. VIII, 1902), S. le caryophyseme des Eugl. (C. R. Acad. Sc. Paris 1902, **134**, 1365).

4) SCHRAMMEN, Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba*. Dissertation, Bonn 1902.

5) MATRUCHOT & MOLLIARD, Modif. de struct. observées dans les cellules subissant la fermentation propre (C. R. Acad. Sc. Paris 1900, **130**, 1203)

6) KÖRNICKE, Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen (Ber. d. bot. Ges. 1905, **23**, 404). Zusammenfassung bei KÖRNICKE, D. Wirkung d. Röntgenstrahlen auf d. Pfl. (Handb. d. ges. mediz. Anwend. d. Elektr. 2. Teil, 1922, **3**, 157).

7) GUTTENBERG, v., a. a. O. 1905.

8) NAWASCHIN, a. a. O. 1899.

9) KLEBS, Über d. Organisation einiger Flagellatengruppen usw. (Unters. bot. Inst. Tübingen 1883, **1**, 233, 254).

10) WERBITZKI, Über blepharoplastlose Trypanosomen (Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, 1910, **53**, 303).

amitotisch entstandenen Tochterkerne nicht mehr zum karyokinetischen Teilungsmodus zurückkehren können.

* *

Vakuolige Degeneration der Chromatophoren. Auch die Chromatophoren können Vakuolen in ihrem Stroma auftreten lassen und unter enormer Wasseraufnahme zum Vielfachen ihres normalen Volumens anschwellen. In verletzten Zellen, deren Inneres mit Wasser in Berührung kommt, sehen wir unter dem Mikroskop die Chlorophyllkörner sehr schnell anschwellen und alsbald zugrunde gehen¹⁾. Die pigmentierte Stromamasse wird dabei oft auf einer Seite des geschwollenen Chlorophyllkornes zusammengedrängt oder liegt in zwei kalottenförmigen Stücken der großen zentralen Vakuole an. Auch in intakten Zellen können die Chloroplasten vakuoliger Degeneration verfallen: in *Spirogyra*- oder *Mougeotia*-Zellen, die unter ungünstigen Kulturbedingungen sich entwickeln, verwandeln sich die Chloroplasten zu grobschaumigen, formlosen Gebilden, die tage- und wochenlang am Leben bleiben können²⁾.

Fettige Degeneration der Chromatophoren: reichliche Öleinschlüsse sind in den Chlorophyllkörnern alternder Zellen beobachtet worden³⁾.

Schwund und Entfärbung der Chromatophoren. In hungerten oder ungünstig ernährten Zellen können die Chromatophoren an Masse mehr und mehr einbüßen, auch hinsichtlich ihres Pigmentgehaltes mehr und mehr verarmen, so daß manchmal nur kleine punktförmige Granula von ihnen übrigbleiben. In künstlichen Kulturen von Konjugaten, Rotalgen u. a. ist die Reduktion der Chromatophoren eine sehr auffallend. Die Chromatophoren schwinden ferner in den zu hyperhydrischen Geweben auswachsenden Anteilen des grünen Grundgewebes (s. o. p. 64 ff.). HABERLANDT⁴⁾ beobachtete, daß in isolierten Zellen höherer Pflanzen, die in Nährlösungen gehalten werden, die Chloroplasten immer kleiner und blasser werden; in den Zellen von *Eichhornia* werden nur diejenigen Chlorophyllkörner reduziert, welche keine Stärkeeinschlüsse enthalten; die stärkehaltigen bleiben normal.

Inwieweit diese Reduktionen reversible Vorgänge darstellen, bedarf noch näherer Prüfung. Die zuerst von ZUMSTEIN⁵⁾ studierten Schwunderscheinungen, die an den mit Zucker ernährten Euglenen erkennbar werden, führen im Verlauf mehrerer Zellengenerationen zu vollkommener Verwandlung der Chloroplasten in Leukoplasten; der Vorgang ist umkehrbar: aus den farblosen lassen sich durch zuckerfreie Kultur wieder grüne Individuen züchten.

1) LIEBALDT, Über die Wirkung wässriger Lösungen oberflächenaktiver Substanzen auf die Chlorophyllkörner (Zeitschr. f. Bot. 1913, **5**, 65; dort weitere Literaturangaben); PONOMAREW, Zur Kenntnis des Chloroplastenbaues (Ber. d. D. bot. Ges. 1914, **32**, 483).

2) KÜSTER, a. a. O. 1907, 407.

3) Vgl. z. B. LAURENT, Un nouveau type de maladie des plantes: La dégénérescence grasseuse (Rech. biol. expér. appl. à l'agricult. 1901—1903, **1**, 284).

4) HABERLANDT, Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 1902, **111**, Abt. I, 69).

5) ZUMSTEIN, Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 149).

KLEBS¹⁾ zeigte, daß in den Zellen der Blätter von *Funaria hygrometrica* bei Kultur in Rohrzucker (20—25 %) plus 0,05 % chromsaurer Kali die Chlorophyllkörner degenerieren, einen rötlichen Ton annehmen und sich verkleinern. „Gewöhnt“ man die Versuchsobjekte wieder an den Aufenthalt in reinem Wasser, so werden die gelbroten Chloroplasten wieder grün, ohne die ursprüngliche Größe wieder zu erreichen.

Reversible Veränderungen machen nach KLEBS²⁾ auch die Chloroplasten von *Euglena deses* unter dem Einfluß mechanischen Druckes durch: sie nehmen streifige Struktur an, die beim Nachlassen des Druckes wieder schwindet.

KÜHLHORN hat mit Pflanzen bekannt gemacht, die bei Verdunkelung ihre normalgrünen Blätter gelblich und blaß werden lassen, aber von neuem ergrünen, wenn sie wieder ans Licht gebracht werden³⁾. Von der fortschreitenden Entfärbung der Chloroplasten bei vielen Formen der Fleckenpanaschierung u. a. war oben (p. 14 ff.) die Rede.

Licht wirkt chlorophyllzerstörend und kann bei hinreichender Intensität empfindliche Chloroplasten in kurzer Zeit total entfärben.

Reduktion des Pyrenoides tritt bei Dunkelkultur in den Zellen von *Scenedesmus* ein⁴⁾.

Kontraktion und Zerfall der Chromatophoren, Plasmoschise. — Über kapillare Formveränderungen und kapillaren Zerfall der Chromatophoren berichten BERTHOLD, KÜSTER, SENN, LIEBALDT⁵⁾ u. a.

* * *

Partielle Degeneration. — Im allgemeinen verfällt der ganze Zytoplasmainhalt geschädigter Zellen oder die Gesamtheit der in den Zellen liegenden gleichnamigen Teile (alle Chromatophoren) der Degeneration und dem Tode. Bei besonders großen Zellen, wie den der Siphoneen u. a. — vergleiche das zu Fig. 113 Gesagte —, seltener auch bei Zellen von geringer Größe, kann bei partieller Degeneration des Zellinhaltes der Rest des letzteren dauernd lebensfähig bleiben. PFEFFER⁶⁾ beobachtete, daß in den Wurzelhaaren von *Tranea* die unter dem Einfluß von Bismarckbraun abgestorbenen Zytoplasmaanteile nach der Zellwand hin ab-

1) KLEBS, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle (Untersuchungen bot. Inst. Tübingen 1888, 2, H. 3, 489).

2) KLEBS, a. a. O. 1883, 266, 267.

3) KÜHLHORN, Beiträge zur Kenntnis des Etiololements. Diss., Göttingen 1904. — Als Analogon aus der Normalanatomie kann die reversible Metamorphose der Chloro- und Chromoplasten betrachtet werden: bei *Aloe-* und *Selaginella*-Arten macht Besonnung die Chromatophoren der Blätter rot, Verdunkelung wieder grün (MOLISCH, Üb. vorübergehende Rotfärbung der Chlorophyllkörner in Laubblättern. Ber. d. D. bot. Ges. 1902, 20, 442).

4) DANGEARD, A. P., Observ. s. une algue cultivée à l'obscur. depuis huit ans (C. R. Acad. Sc. Paris 1921, 172, 254). Pyrenoidfreie *Spirogyra* hat WISSELINGH kultiviert (Üb. Variabilität u. Erblichkeit, Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1920, 22, 65, 96).

5) Vgl. BERTHOLD, Studien üb. Protoplasmamechanik 1886; DE VRIES, Üb. die Kontraktion der Chlorophyllbänder bei *Spirogyra* (Ber. d. D. bot. Ges. 1889, 7, 19); KÜSTER, Beitr. z. Phys. u. Path. d. Pflanzenzelle (Zeitschr. f. allg. Phys. 1904, 4, 221); SENN, Die Gestalts- u. Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren 1908; LIEBALDT, a. a. O. 1913 und die von ihnen zitierte Literatur; vgl. auch KÜSTER, a. a. O. 1924.

6) PFEFFER, Üb. Aufnahme v. Anilinfarben in lebende Zellen (Unters. bot. Inst. Tübingen 1886, 2, H. 2, 179).

geschieden werden. Dieselbe Ausstoßung toter Plasmamassen — ein der Defäkation hautloser Organismen vergleichbarer Prozeß — verfolgte NĚMEC¹⁾ bei *Spirogyra*; die an die Wand gedrückten toten Massen werden von neuen Zelluloseschichten überlagert und gelangen schließlich — anscheinend durch lokale Desorganisation der über ihnen liegenden Membran — ganz ins Freie. —

Daß ein Teil der in einer Zelle vereinigten Zellkerne zugrunde geht, tritt unter normalen (Reduktion der Kernzahl in vielkernigen weiblichen Geschlechtsorganen der Algen und Pilze, Untergang der Kleinkerne u. a.) wie unter abnormen Umständen auf (Kerne der Riesenzellen in Älchengallen, Reduktion der Kerne in den Erineumhaaren der Linde, welche einen lebenden und einen toten Zellkern zu enthalten pflegen²⁾ usw.). Einen höchst eigenartigen Fall einer partiellen Degeneration haben wir, falls KEEBLE & GAMBLE³⁾ zutreffend berichten, in der Symbiose vor uns, die den Strudelwurm *Convoluta roscoffensis* mit einer Flagellate (*Carteria* ?) verbindet; die Kerne der letzteren gehen im Plasma der Turbellarie zugrunde, die Chromatophoren bleiben erhalten. —

Daß eine partielle Reduktion der Chromatophoren erfolgen kann, lehrt das Verhalten der Spirogyren: in den Zygoten gehen die Chloroplasten väterlicher Provenienz zugrunde⁴⁾. Wohl sieht man gelegentlich bei *Spirogyra*, daß in ihren Zellen die Degeneration der Chlorophyllbänder auf je eines von diesen sich beschränkt, oder daß ein Chlorophyllband an einem seiner Enden stark desorganisiert, am anderen noch gesund ist; Beispiele dafür aber, daß in den Zellen der höheren Pflanzen nur ein Teil des Chromatophorenbesitzes dem Untergang verfällt, der Rest aber der Zelle dauernd erhalten bleibt, sind bis jetzt nicht mit Sicherheit bekannt geworden. — Die für manche panaschierte Pflanzen gelungene Feststellung, daß in einer Zelle blasse und grüne Chromatophoren nebeneinander liegen, bedarf noch näherer Prüfung (s. o. p. 39). — Mit der Reduktion, welche die Chloroplasten väterlicher Provenienz in den Zygosporien der *Spirogyra*-Zygoten erfahren, betreten wir das Gebiet der Normalanatomie.

Vorgänge der Degeneration oder Desorganisation können sich in der mannigfaltigsten Weise miteinander, ja sogar mit progressiven Veränderungen, kombinieren. Dieser Fall ist freilich selten und kommt, soweit bisher bekannt, in der pathologischen Anatomie nur dann zur Verwirklichung, wenn die Degeneration sich auf den Chromatophorenapparat beschränkt und den Protoplasmakörper der Zelle verschont: ich erinnere an die starke Plasmaanreicherung, welche die hypertrophierenden Zellen mancher Gallen bei gleichzeitiger Chloroplastenreduktion erfahren (Fig. 123), an die mit charakteristischen Wandverdickungen sich ausstattenden und ihre Chloroplasten einbüßenden Zellen am Wundrand der oben erwähnten Orchideenblätter (Fig. 48) und ähnliches mehr.

Daß Degenerationserscheinungen miteinander sich kombinieren, ist allenthalben zu beobachten: Schwund des Zytoplasmas pflegt in hungern-

1) NĚMEC, Üb. Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen (Sitzungsbericht Böhm. Ges. d. Wiss. 1899).

2) KÜSTER, Üb. d. Gallen d. Pfl. (ABDERHALDENS Fortschr. d. naturwiss. Forschung 1913, **8**, 115).

3) KEEBLE & GAMBLE, F. W., The origin a. nature of the green cells of *Convoluta roscoffensis* (Quart. Journ. micr. Sci., 1907, **51**, 167).

4) TRÖNDLE, Üb. d. Kopulation u. Keimung v. *Spirogyra* (Bot. Zeitg. 1907, **65**, 187).

den Zellen mit Schwund des Zellkernes und der Chromatophoren, vakuolige Degeneration eines Zellenanteiles mit ähnlichen Verwandlungen der anderen sich zu verbinden. Bestimmte Kombinationen der Degenerationserscheinungen können geradezu ein Krankheitsbild charakterisieren helfen: als hydro-pische Degeneration habe ich die Gesamtheit derjenigen Symptome bezeichnet¹⁾, die bei der Entwicklung hyperhydrischer Gewebe (s. o. p. 50) in Erscheinung treten: Abmagerung des Plasmaleibes und Zellkerns und Schwund der Chromatophoren bei erheblichem Wachstum und sehr starker Wasseraufnahme der stets zartwandig bleibenden Zellen.

* *

Diejenige Form des Zellentodes, welche wir als pathologische zu betrachten haben, tritt ein, wenn Zellen unter den Einfluß besonders energischer Agentien irgendwelcher Art geraten, oder wenn ihre Widerstandsfähigkeit dermaßen abnimmt, daß Faktoren, welche normale Zellen keineswegs zum Absterben bringen, ihrem Leben bereits ein Ende bereiten. Diese Faktoren liegen gewiß nicht immer in der unbelebten Außenwelt, die ein Pflanzenindividuum umgibt, sondern sehr oft auch in diesem selbst, derart, daß schon durch die im Pflanzenkörper selbst verwickelten Bedingungen Zellen und Zellenkomplexe abgetötet werden können.

Für den Anatomen haben die Erscheinungen des Zellentodes oder der Nekrose — auch abgesehen von den dem Tode vorausgehenden Erscheinungen der Degeneration und des Verfalls, von welchen bereits die Rede war — mehrfaches Interesse. Zunächst sind die Symptome der Nekrose und die postmortalen Veränderungen des toten Zellenmaterials zu studieren; weiterhin ist zu beachten, daß durch Absterben einzelner Zellen oder bestimmter Gewebeformen das den Anatomen interessierende Struktur-bild eines Organs wesentlich geändert werden kann; schließlich kommen die gestaltenden Wirkungen der Nekrose auf die lebende Nachbarschaft in Betracht.

Die Symptome der Nekrose können sehr verschieden sein: entweder das Zytoplasma verfällt zuerst der Zerstörung, oder die ersten Anzeichen des Verfalls sind an der Membran erkennbar. Tote Zellen haben keinen Turgor mehr und werden daher, wenn sie von lebenden Zellen umgeben sind, von diesen zusammengedrückt, der tote Zelleninhalt färbt sich braun und sinkt oft stark zusammen. Die Membran nimmt die dabei entstehenden Stoffe zum Teil in sich auf, gibt häufig die Reaktionen verholzter Wände und nimmt gelbe, braune, rote, schwarzblaue oder andere Farbentöne an, die bisher noch keinen zusammenfassenden mikrochemischen Untersuchungen unterzogen worden sind; noch während die in Degeneration begriffenen Zellen am Leben sind, können derartige Membranverfärbungen sichtbar werden. Auch über die spezifischen Eigentümlichkeiten der bei verschiedenen Gattungen und Arten auftretenden Nekrosesympptome²⁾ liegen keine zusammenfassenden Untersuchungen vor.

Noch viel weniger wissen wir von der chemisch-physiologischen Seite der Nekrose. Gerade für Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie und

1) KÜSTER, a. a. O. 1907, 411.

2) Vgl. z. B. den von BEYERINCK veröffentlichten Beitrag: Beobachtungen üb. die Entstehung von *Cytisus purpureus* aus *C. Adami* (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, 26a, 137, 141).

zumal die der Ätiologie wäre eine Klärung dieser Probleme dringend notwendig. BEYERINCK hat — im Anschluß an das, was sich in der humanen Physiologie und Pathologie bewährt hat¹⁾ — zwischen Nekrose und Nekrobiose unterschieden und von Nekrose dann, wenn sämtliche Funktionen einer Zelle oder eines Zellenkomplexes zum Stillstand kommen, — von Nekrobiose in denjenigen Fällen gesprochen, in welchen gewisse enzymatische Funktionen und Wirkungen auch post mortem noch von den toten Anteilen eine Zeitlang ausgehen²⁾. Daß tote Pflanzenteile durch ihren Chemismus die lebendige Umgebung weitgehend beeinflussen können, wird später („Entwicklungsmechanik“) auseinanderzusetzen sein.

* * *

Gröbliche Verwundungen, Frostschäden, Wassermangel usw. können umfangreiche Teile der Pflanzenorgane zerstören; kompakte Gewebemassen, die aus Zellen der verschiedensten Art sich zusammensetzen, gehen dabei oft zugrunde, ohne daß einzelne Zellindividuen oder bestimmte Zellarten dem Tode entgingen.

Differenzierte Nekrose ist diejenige, bei welcher nur bestimmte Gewebeformen absterben, andere ihnen benachbarte am Leben bleiben, obwohl sie unter dem Einfluß derselben äußeren Bedingungen gestanden hatten — lokale Nekrose nennen wir diejenige, bei welcher einzelne Zellen oder Zellengruppen inmitten eines Gewebes oder Organes zugrunde gehen, ohne daß ein in den Zellen oder Geweben selbst liegender Grund für das differente Schicksal benachbarter Anteile zu erkennen wäre.

Beginnen wir mit dem zweiten Fall. CORRENS hat für *Mirabilis jalapa* eine eigenartige — schon durch ihre nach MENDELS Gesetzen erfolgende Vererbung interessante — Krankheit beschrieben³⁾, bei welcher auf der Oberseite der Spreiten feine hellbraune Sprenkelungen sichtbar werden. An den gebräunten Stellen sind die Palisaden und auch die über ihnen liegenden Epidermiszellen abgestorben, während andere Anteile derselben Gewebelagen normal und lebenskräftig geblieben sind (Fig. 246). SORAUER spricht bei derartiger Beschränkung der Nekrose von Fleckennekrose⁴⁾; sie macht sich unter Umständen der verschiedensten Art und auch dann geltend, wenn das Absterben unter dem Einfluß diffuser äußerer Bedingungen — Wirkung giftiger Gase u. a. — erfolgt.

Das „Ergrauen“ vieler Blätter, das besonders an Laubbölzern (*Acer*, *Ulmus*, *Betula*, *Aesculus*), zuweilen auch an krautigen Pflanzen (*Glechoma*) beobachtet wird, gibt den Spreiten das Aussehen feiner Spritzarbeiten: die punktförmig kleinen hellen Flecke erweisen sich unter dem

1) Vgl. z. B. VERWORN, Allgem. Physiol., 5. Aufl., 1909, 380.

2) BEYERINCK, M. W., Necrosis and necrobiosis (Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 1900, 114). — Vgl. ferner BEULAYGUE, Rech. sur la necrobiose végétale. Thèse (Paris), Corbeil 1905. QUANJER (a. a. O. 1913, 71) schlägt vor, Vorgänge des pathologischen Zellentodes als Nekrose zu bezeichnen, bei physiologischem Tod von Obliteration zu sprechen: „Der Unterschied zwischen diesen beiden Prozessen spiegelt sich auch darin ab, daß bei dem letzteren die nekrobiotischen Nebenerscheinungen fehlen“. Dieser Satz dürfte sich schwerlich aufrechterhalten lassen.

3) CORRENS, Über eine nach den MENDELSchen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der *Mirabilis jalapa* (Festschr. f. PFEFFER 1915, 585).

4) SORAUER, Zur anatomischen Analyse der durch saure Gase beschädigten Pflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1893, 21, 526).

Mikroskop als nekrotische, farblose Zellengruppen des Mesophylls. Zwar hat E. v. TUBEUF¹⁾ diese „Weißpunktkrankheit“ auf die Tätigkeit einiger Kleinzirpen zurückgeführt (*Typhlocyba*, *Chlorita*, *Eupteryx*); doch möchte ich mit NEGER²⁾ daran zweifeln, daß alle Fälle des Ergrauens auf die Wirkung der Insekten zurückzuführen sind; vielmehr halte ich für wahrscheinlich, daß wenigstens einige der Fälle eine von lokal angreifenden äußeren Faktoren unabhängige Nekrose darstellen.

Im Mesophyll mancher Blätter (*Kalmia latifolia*, *Rhododendron hirsutum* u. a.) sterben vereinzelte Zellen ab; je älter ein Blatt, um so zahlreicher werden die toten Zellen in ihm gefunden³⁾.

Die nekrotischen „Trennungszellen“, die allenthalben in den Fäden vieler Oszillatorien⁴⁾ und unter bestimmten Kulturbedingungen im Proto-

nema der *Funaria* auftreten⁵⁾, sind wohl besser der pathologischen als der normalen Anatomie zuzuweisen. —

Differenzierte Nekrose spricht sich darin aus, daß nur bestimmte Zellen und Gewebeformen der Degeneration und dem Tode anheimfallen.

Auch bei der Untersuchung normal entwickelter Epidermen fällt es oft auf, daß viele Stomata obliteriert sind, d. h. die Zellenpaare oder doch wenigstens eine ihrer beiden Schließzellen ist abgestorben und, wenn beide Schließzellen tot sind, von den überlebenden Nachbarinnen zu einer schmalen Leiste zusammengepreßt worden. Nekrose besonders zahlreicher Schließzellen und Schließzellenpaare gehört

zu den anatomischen Kennzeichen vieler Kelch- und Kronenblätter, der Fruchtknoten, vieler panaschierter Sprosse, vieler Gallen⁶⁾. Das gleiche Phänomen gibt PORSCH für die submersen Teile vieler Wasserpflanzen, Nekrose ungeteilter Spaltöffnungsmutterzellen für *Oenanthe aquatica* an⁷⁾,

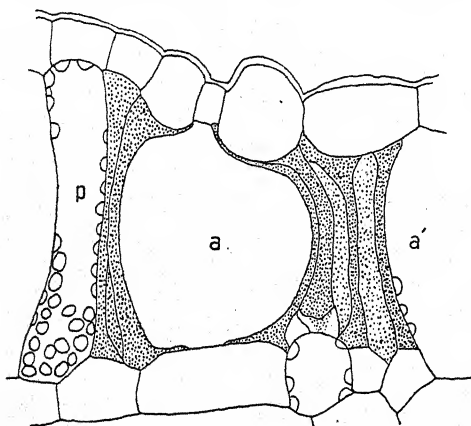


Fig. 246.

Fleckennekrose im Palisadengewebe, sog. Sordago auf *Mirabilis jalapa*. *p* normale Palisade, *a* und *a'* abnorm herangewachsene Palisaden; die nekrotischen Teile sind punktiert.

Nach CORRENS.

1) TUBEUF, ELIS. v., D. Weißpunktkrankheit u. ihre Erreger (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1916, **14**, 436).

2) NEGER, D. Krankh. uns. Waldbäume 1919, 27 ff.

3) ENGEL, G., Z. Kenntn. d. Verhaltens der Stärke in den wintergrünen Blättern im Verlauf d. Jahres. Diss., Göttingen 1915. Vgl. auch KIRCHHOFF, FR., Üb. d. Verhalten v. Stärke u. Gerbstoff in d. Nadeln unserer Koniferen im Laufe d. Jahres. Diss., Göttingen 1912. KÜSTER, E., Botan. Betracht. üb. Alter u. Tod 1921, 28.

4) BRAND, F., Morphol.-physiol. Betracht. üb. Zyanophyzeen (Beih. Bot. Zentralbl. 1903, **15**, 31, 50, „Nekriden“).

5) GURLITT, L., Üb. d. Einfl. d. Konzentration d. Nährlösung auf einige Pfl. (Beih. z. Bot. Zentralbl., Abt. I, 1918, **35**, 279, 295).

6) Vgl. z. B. GERTZ, Studier öfver Klyföppningarnas morfol. etc. (Lunds univ. Årsskr. N.F., Avd. 2, 1918); KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 211 ff. u. a.

7) PORSCH, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl., 1903, **112**, Abt. I, 97).

weiter für *Ruscus* und *Orobanche*¹⁾, KÜHLBRODT für *Moose*²⁾ usw. Obliterieren der Stomata nach experimentellen Eingriffen (Kultur der Versuchspflanzen in anomal zusammengesetzten Nährlösungen, Bepinseln der Blätter mit giftigen Lösungen usw.) erhielt WASSERMANN³⁾.

Eine Nekrose der Schließzellen, die sich durch Rötung ihres Inhalts kenntlich macht, ist in der forstbotanischen Literatur als Anzeichen der Rauchgasschädigung der Koniferen wiederholt behandelt worden⁴⁾.

Daß die Epidermis abstirbt und zu einem unscheinbaren Häutchen zusammensinkt, ist eine Erscheinung, die man an etiolierten Exemplaren von *Vicia faba* besonders leicht beobachten, aber auch an normal belichteten und ergrünt Exemplaren studieren kann. Die Nekrose bleibt für lange Zeit auf die Epidermis beschränkt, deren Membranen sich mit einem braunroten Stoff imprägnieren, und schreitet erst später ins Grundgewebe vor⁵⁾.

Nekrose der Epidermis ist nach BUDER bei *Laburnum Adami* eine sehr häufige Erscheinung⁶⁾.

Daß die Nekrose sich auf die Leitbündel oder ihre Teile beschränkt, ist ein häufiger Fall — sei es, daß die zu ihnen gehörigen Elemente bestimmten Angriffen besonders leicht unterliegen, sei es, daß manche schädigende Agentien den Leitbündeln folgen und durch sie im Pflanzenkörper sich verbreiten, so daß zuerst immer die Zellen der Bündel und ihre nächste Nachbarschaft betroffen werden.

Xylemnekrose beobachtete VÖCHTING in den von ihm erzeugten knollenartigen Gewebsneubildungen an *Boussingaultia baselloides*⁷⁾. Nekrotische Veränderung der innersten Xylemstränge beobachtete ich an Leuchtgaskulturen (*Phaseolus* u. a.); die Membranen des primären Xylems bräunen sich, während alle übrigen Gewebe des Hypokotyls zunächst gesund bleiben.

Wie das normale Xylem bei der Kernholzbildung, so verfällt auch das Phloëm einer normalen Nekrose, wenn seine Siebröhren obliterieren⁸⁾. Es mag dahingestellt bleiben, inwieweit die von QUANJER beschriebene Phloëmnekrose als Symptom der Blattrollkrankheit zu gelten hat, oder mit der bekannten Alters- oder „Reife“erscheinung normaler Phloëmgewebe in eine Reihe zu setzen ist⁹⁾. Die Nekrose läßt sich besonders gut in

1) PORSCH, D. Spaltöffnungsapparat im Lichte d. Phylogenie 1905, 54, 63, 85.

2) KÜHLBRODT, Phylogenet. Entwicklung d. Spaltöffnungsapparates an Sporophyten d. *Moose* (Beitr. z. allg. Bot. 1922, 2).

3) WASSERMANN, Beitr. z. Kenntn. d. Morphol. d. Spaltöffnungen (Botan. Arch. 1924, 5, 26, 54).

4) Mitteilungen über die symptomatische Bedeutung dieser Nekrose und über die Bedingungen, unter welchen sie eintritt z. B. bei NEGER, Krankh. uns. Waldbäume 1919, 51.

5) Die Erscheinung ist offenbar identisch mit der von FRANK (Krankh. d. Pfl., 2. Aufl. 1895, 1, 259) beschriebenen.

6) BUDER, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. induct. Abstammungslehre 1911, 5, 209, 275).

7) VÖCHTING, Z. Physiol. d. Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, 34, 1, 45).

8) BLIESENICK, H., Üb. d. Obliteration d. Siebröhren. Diss., Berlin 1891.

9) QUANJER, Die Nekrose des Phloëms der Kartoffelpflanze, die Ursache der Blattrollkrankheit (Mededeel. v. de Rijks Hoogere Land-, Tuin- en Boschbouwschool Wageningen 1913, Deel 6, 41). — Wegen ihrer Bedeutung für die angewandte Pflanzenpathologie ist die Erscheinung der Phloëmnekrose wiederholt untersucht worden; vgl. z. B. SCHANDER & V. TIESENHAUSEN, Kann man die Phloëmnekrose als Ursache oder Symptom der Blattrollkrankh. d. Kartoffel ansehen? (Mitt. Kais. Wilh. Inst. Bromberg

den markständigen Phloëmsträngen (Achse, Blattstiel) beobachten; sie äußert sich in einer Vergilbung und Quellung der Membranen, einem Zusammensinken der Lumina von Siebröhren und Geleitzellen, aus welchen allmählich eine mit Phlorogluzin und HCl sich rötende strukturlose Masse wird (Fig. 247). BLIESENICK¹⁾ nannte sie Keratenchym; von ihm stammen auch die ersten Beobachtungen über Verholzungsreaktionen der

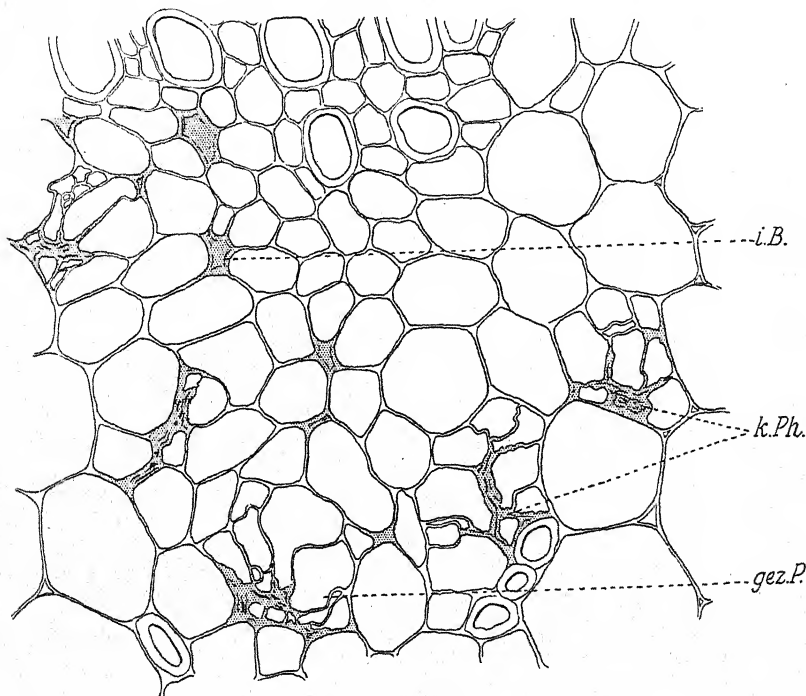


Fig. 247.

Nekrose der Phloëmstränge (*Solanum tuberosum*). *k.Ph.* nekrotische Phloëmstränge, *i.B.* Bräunungen anderer Art, *gez.P.* gezerktes Phloëm. Nach QUANJER.

alternden Phloëmenteile, welchen — ebenso wie zahlreichen späteren Angaben²⁾ — wohl wundgummiartige Stoffe (s. o. p. 149) zugrunde gelegen haben.

1914, **6**, 115); QUANJER, Nature, mode of dissemination and control of phloëmnecrosis (leaf roll) and related diseases, (Wageningen a. a. O. 1916, 91); Phloëmnecrose u. Mosaik usw. (Jahresber. Ver. f. angew. Bot. 1917, **14**, 128); ARTSCHWAGER, E. F., Histol. studies on potato leafroll (Journ. agric. research 1918, **15**, 559); ESMARCH, F., Phloëmnecrose d. Kartoffel (Ber. d. D. Bot. Ges. 1919, **37**, 463); FOEX, E., La nécrose du liber de la tige de pomme de terre etc. (C. R. Acad. Sc. Paris 1920, **170**, 1336); ARTSCHWAGER, Occurr. and signification of phl. necr. in the irish potato (Journ. agric. research 1923, **24**, 237) u. v. a.

1) BLIESENICK, H., Üb. d. Obliteration d. Siebröhren. Diss., Berlin 1891.

2) Vgl. z. B. SCHUMANN, Beitrag zur Anat. d. Kompositenstengels (Bot. Zentralbl. 1890, **41**, 193). BOODLE, L. A., On lignification in the phloëm of *Helianthus annuus* (Ann. of bot. 1902, **16**, 180); Lignif. of phloëm in *Helianthus* (ibid. 1906, **20**, 319), WILSON, C. L., Lignification of mature phloëm in herbaceous types (Americ. journ. of bot. 1922, **9**, 239).

Differenzierte Nekrose, bei welcher die Bastfasern zerstört werden, fand SCHILLING in den von Hagelschlag verwundeten Flachsstengeln¹⁾.

Bei der Xylemkrankheit, die Bakterien in den Wurzeln der von JANSE studierten *Erythrina* hervorrufen²⁾, werden Markstrahlen und Holzparenchymgewebe zerstört, indem die Membranen entholzt, ihre Schichten nacheinander gelöst werden, die Zellen dabei sich abrunden und schließlich zugrunde gehen. Die Gefäße, die Holzfasern und eine oder zwei Lagen von Parenchym, welche an diese grenzen, bleiben erhalten. Die differenzierte Nekrose des Holzkörpers bringt eine charakteristische Zerklüftung in ihm und eine Auflösung seines Randes in Inseln und Halbinseln zustande, die Fig. 248 veranschaulichen soll.

Die Wirkungen der toten Zellen auf die lebende Nachbarschaft sind entweder mechanischer Natur, indem der Kollaps einzelner Zellen und Zellengruppen Änderungen in den Raumverhältnissen mit sich bringt — oder sie sind chemischer Natur.

Die Änderungen in den Raumverhältnissen, mit deren mechanischen Wirkungen sich die chemischen Agentien oft kombinieren mögen, regen die überlebenden Nachbarzellen manchmal zu gewaltigen Wachstumsleistungen an — ich erinnere an die Durchwachsungen toter Rhizoiden und Haare (Fig. 114), an die Füllung toter oder absterbender Riesenzellen (Älchengallen, s. oben Fig. 210) durch hineinwuchernde Nachbarzellen³⁾ u. ä.

In den Sordagoblättern wachsen einzelne überlebende Palisadenzellen, wie Fig. 246 zeigt, zu unförmlichen Tonnen heran und füllen den Raum, den früher mehrere Palisaden in Anspruch nahmen.

Diese Vorgänge der Füllung irgendwie entstandener Lücken im Gewebe durch das Wachstum benachbarter Elemente ist auch beim normalen Verlauf der Ontogenese nichts Ungewöhnliches. KLINKEN beschreibt den von ihm bei *Taxus* beobachteten „Schwund“ einzelner Kambiumzellen:

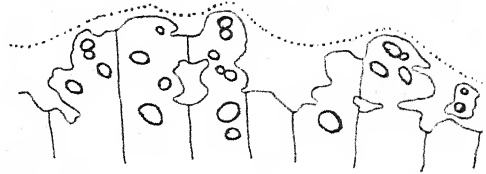


Fig. 248.
Differenzierte Nekrose im Parenchymgewebe
des Xylems der Wurzeln von *Erythrina*.
Nach JANSE.

1) SCHILLING, Z. Kenntnis d. Hagelflachs I (Faserforschung 1921, 1, 102); siehe auch unten „Zytolyse“.

2) JANSE, Sur une maladie des racines de l'*Erythrina* (Ann. jard. bot. Buitenzorg sér. 2, 1906, 5, 153, 162 ff.).

3) Weitere Fälle von Füllung beliebig gestalteter Räume durch wachsende Zellen z. B. bei ZIMMERMANN, Über einige durch Tiere verursachte Blattflecken (Ann. jard. bot. Buitenzorg sér. 2, 1901, 2, 102, Fig. 19 u. a.).

die Nachbarinitialen wachsen in den verfügbar gewordenen freien Raum hinein¹⁾ usw.

Chemische Wirkungen bestehen in den bereits erwähnten Membranverfärbungen, in Wachstumsleistungen und sonstigen Veränderungen irgendwelcher Art, welche durch die von den absterbenden Zellen produzierten oder durch die aus toten Zellen exosmierenden, auf die lebenden Gewebsanteile wirkenden Verbindungen angeregt werden. BEYERINCK und RANT²⁾ führen die Gummibildung auf die von nekrotischen Zellen her sich verbreitenden Enzyme zurück, WIESNER manche Vorgänge des Gewebeerfalls auf die Wirkung exosmierender Säure (s. o. p. 364). Von der Wirkung der in nekrotischen Gewebegruppen entstehenden Stoffe auf die Wachstumstätigkeit lebender Zellen wird später (s. u. Entwicklungsmechanik) zu sprechen sein. Auch von manchen der im nachfolgenden Abschnitt behandelten „Zytolysen“ dürfte dieser oder jener Teilprozeß als Reaktion lebender Zellen auf die von den toten gelieferten Stoffe erkannt werden.

10. Zytolyse.

Pathologische Lösungsvorgänge werden an der Pflanzenzelle dann besonders auffällig und für den Aufbau eines Gewebes besonders bedeutungsvoll, wenn die feste Membran, die den Zellen die Form gibt und bei den dickwandigen Zellenformen den Hauptbestandteil des Zellenganzes ausmacht, der Lösung anheimfällt.

Im allgemeinen ist die Zellulosewand der widerstandsfähigste Teil der Zelle. Die Membran toter Zellen bleibt im Pflanzenkörper oft noch jahrzehnte- und jahrhundertlang erhalten und konserviert für ebenso lange Zeiträume die Form längst verstorbener Zellen in allen Einzelheiten. Doch fehlt es nicht an Fällen, in welchen Zellen, selbst dickwandige, umfangreiche Formen, gelöst werden und später verschwinden.

Bei Besprechung der Zellfusionen waren für lokale Lösung der Zellwand zahlreiche Beispiele zu erbringen, bei welchen das Schwinden großer oder kleiner Anteile der Membran bei lebendigem Leibe und ungeschmälerter Entwicklungskraft der Zelle vor sich geht. Von Zytolyse sprechen wir in denjenigen Fällen, in welchen tote Zellen gelöst werden — sei es, daß ihre Lösung alsbald ihrem Tode folgt, sei es, daß nach monate- oder jahrelangem Lagern die toten Reste irgendwelcher Zellen der Lösung anheimfallen. Im ersten Falle sind die Prozesse, welche die Membranen zur Lösung bringen, vielleicht dieselben, welche der Zelle das Leben genommen haben; in Fällen der anderen Kategorie ist wohl klar, daß die lösenden Faktoren nichts mit den tötenden zu tun haben, und Nekrose und Zytolyse, ätiologisch betrachtet, nur mittelbar miteinander zusammenhängen. Das Produkt der Zytolyse ist entweder eine flüssige Masse, die in ansehnlicher Menge sich sammeln kann (Zellverflüssigung) — oder es werden keinerlei solche Abbauprodukte wahrnehmbar (Zellenresorption). Welchen Einfluß die von Parasiten bewirkte Verquellung pflanzlicher Membranen auf das anomale Strukturbild des Wirtsgewebes haben kann, hat z. B. P. MAGNUS

1) KLINKEN, Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium usw. (Bibl. bot. 1941; **84**, 26).

2) BEYERINCK & RANT, Wundreiz, Parasitismus und Gummifluß bei den Amygdaleen (Zentralbl. f. Bakt. Abt. II, 1906, **15**, 366).

an den von *Puccinia Rübsaameni* erzeugten Hexenbesen des *Origanum vulgare* illustriert¹⁾.

Im normalen Ablauf der Ontogenese spielt der Prozeß der Zytolyse keine geringe Rolle — man denke an die Entwicklung lysigener Sekretlücken, an die „Verdauung“ des Endosperms, die Erweichung mancher Perikarpgewebe (*Theobroma*, *Tamarindus*). In vielen anderen Fällen wird die Entscheidung, ob normale oder pathologische Zytolysen vorliegen, schwer zu treffen sein. Strukturen besonderer Art kommen durch Zellverflüssigung in den fleischig verdickten Wurzeln der *Ipomoea batatas* zustande; manche Varietäten weisen lange Reihen verflüssigter Zellengruppen auf (Fig. 249), zwischen welchen Diaphragmen intakten Gewebes bestehen bleiben²⁾.

Hinsichtlich ihrer Ätiologie verhältnismäßig gut erforscht sind einige Gummosen, von welchen früher (S. 150 ff.) bereits eingehend zu sprechen war: der Zusammenhang der Verflüssigung mit traumatischen Reizen war wenigstens für die Kirschengummosis als erwiesen zu betrachten.

Parasiten als Erreger von Zellen- und Gewebeverflüssigung lassen sich in großer Zahl anführen; über die Wirkungen niederer Pflanzen, zumal der Bakterien und Pilze, und über die von ihnen gelieferten Fermente sind seit DE BARY wiederholt Untersuchungen angestellt worden³⁾ (Zytase, Pektosinase, Zellulase).

Die Verflüssigung, die von Bakterien hervorgerufen wird, beschränkt sich entweder auf die Mittellamellen der Membranen — oder sie zerstört die gesamten Zellwände, wobei auch der Zellinhalt zugrunde geht. Auch der Entholzung, welche die Markstrahl- und Holzparenchymzellen der Wurzeln von *Erythrina* durch Bakterien erfahren, wäre zu gedenken⁴⁾. Entholzung durch Pilze ist eine weit verbreitete Erscheinung („Rebhuhnholz“ der Eiche nach Infektion durch *Stereum frustulosum* usw.). Korrosion und Lösung der Membranen von Wasserpflanzen (Blattrandzähne von *Helodea*) sind das Werk weit verbreiteter Bakterien; über die Öffnung der *Notommata*-Gallen (s. o. Fig. 249) durch die außen auf ihnen vegetierenden zelluloselösenden Bakterien hat ROTHERT Mitteilungen gemacht⁵⁾. Vielleicht sind auch die in Wasserkulturen beobachteten Zytolysen der Wurzelzellen auf Bakterien zurückzuführen⁶⁾.

Viele phytopathogene Mikroben lösen nur eng umschriebene Anteile der von ihnen angegriffenen Wirtszellenhäute, die sie durchbohren, oder in welchen sie wachsend sich weiter verbreiten⁷⁾.

1) MAGNUS, P., *Puccinia Rübsaameni* P. MAGNUS n. sp., eine einen einjährigen Hexenbesen bildende Art (Ber. d. D. Bot. Ges. 1904, **22**, 344, Tab. XX, Fig. 2).

2) HARTER, LAURITZEN & WEIMER, Internal breakdown of sweet potatoes (Phytopath. 1923, **13**, 146); ARTSCHWAGER, On the anatomy of the sweet potato root, with notes on internal breakdown (Journ. agric. research 1924, **27**, 157).

3) Vgl. CZAPEK, Biochemie d. Pfl., 2. Aufl. 1913, **1**, 374 ff.

4) JANSE, S. une maladie des racines de l'*Erythrina* (Ann. jard. bot. Buitenzorg, Sér. II, 1906, **5**, 153); CZAPEK, a. a. O. 1913, 375; dort weitere Literaturnachweise.

5) ROTHERT, Üb. d. Gallen d. Rotatorie *Notommata Werneckii* auf *Vaucheria Walzii* n. sp. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, **29**, 525).

6) PORTHEIM, Üb. d. Notwendigkeit des Kalkes für Keimlinge, insbes. bei höheren Temperaturen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 1901, **110**, Abt. I, 115), HANSTEEN, Üb. d. Verhalten der Kulturpfl. zu den Bodensalzen I u. II (Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, **47**, 289).

7) Über die Lockerung benachbarter Zellen der Kartoffelknollen durch einen *Myxomyzeten* vgl. KUNEEL, L. O., A contrib. to the life history of *Spongospora subterranea* (Journ. agric. research. 1915, **4**, 265). Über die Lösung von Zellwänden durch

Über die Lösungserscheinungen, die sich beim Eindringen phanero-gamer Parasiten im Gewebe der Wirte bemerkbar machen, hat namentlich HEINRICHER¹⁾ Untersuchungen angestellt: *Lathraea clandestina* und *L. squamaria* vermögen auch verholzte Elemente zu lösen; in der Nachbarschaft der Haustorien bilden sich um so größere Ansammlungen gummöser Substanzen, je mehr verholzte Zellen der Lösung anheimgefallen sind; die gummösen Massen geben, wie schon früher (p. 149) zu erwähnen war, die Reaktionen verholzter Membranen.

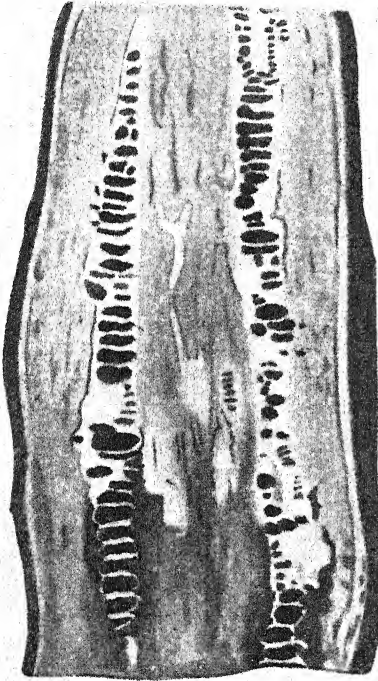


Fig. 249.

Zytolyse: Zwischen den verflüssigten Gewebeanteilen liegen Diaphragmen normal erhaltenen Gewebes.
Nach ARTSCHWAGER.

ARENS²⁾ spricht von einer lösenden Wirkung des *Loranthus sphaerocarpus* auf *Dracaena*-Gewebe, und HEIL³⁾ beschreibt die Korrosion und Lösung, welche sogar Steinzellen der Rinde von *Abies* unter der Einwirkung des *Arceuthobium* erfahren. Da jedoch TUBEUF bei seinen Misteluntersuchungen⁴⁾ keinerlei Zytolyse nachweisen konnte, und da ferner, wie wir sogleich erfahren werden, auch ohne Einwirkung fremder Lebewesen unter dem Einfluß eines Traumas und seiner Folgen für den Stoffverkehr im Pflanzenkörper selbst dickwandige Bastfasern der Lösung anheimfallen können, muß erneute Prüfung jener positiven Befunde wünschenswert scheinen. Nach MELCHIOR bewirkt *Viscum* nur Gefäßperforationen, die zwischen den trachealen Elementen des Wirtes und Gastes die Verbindung herstellen: bei *Pirus malus* kommt eine gitterförmige, bei *Tilia platyphyllos* und *Populus tremula* eine totale kreisrunde Perforation zustande; bei *Pinus* werden nur die

Blaualggen vgl. MIEHE, Entwicklungsgeschichtl. Unters. der Algensymbiose bei *Gunnera macrophylla* BL. (Flora 1924, **117**, 1). Das Eindringen einer Myxobakteriazee in das Lumen der *Cladophora*-Zellen beschreibt GETTLER, L., Üb. *Polyangium parasiticum* n. sp., eine submerse parasitische Myxobakteriazee (Arch. f. Protistenkde., 1924, **50**, 67). Über das Wachstum membranbewohnender Algen siehe OLTMANN, Morphol. u. Biol. d. Algen, 2. Aufl., 1923, **3**, 477 ff.

1) HEINRICHER, E., Anatom. Bau u. Leistung d. Saugorgane d. Schuppenwurzarten (*Lathraea clandestina* LAM. u. *L. Squamaria* (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1876, **7**, 315, 359). Vgl. auch z. B. KOCH, L., Z. Entwicklungsgesch. d. Rhinanthazeen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, **20**, 1, 9 ff., 1891, **22**, 1, 16 usw.). Haustorialfäden von *Cuscuta* können nach Art von Pilzfäden einzelne Zellen völlig durchwachsen (KOCH, D. Klee-u. Flachsseide 1880, 57).

2) ARENS, *Loranthus sphaerocarpus* auf *Dracaena* spec. Ein Fall des Parasitierens einer Loranthacee auf einer Monokotyle usw., Diss. Bonn (Zentralbl. f. Bakteriöl., Abt. II, 1911, **32**, 564).

3) HEIL, H., D. Bedeutung d. Haustoriums v. *Arceuthobium* (Zentralbl. f. Bakteriöl., Abt. II, 1923, **59**, 26).

4) TUBEUF, Monographie d. Mistel, 1923, 598.

Schließhäute der Hoftüpfel der Fasertracheiden resorbiert; bei *Abies* tritt Resorption nur selten ein¹⁾.

Fremdkörper arteigenen Ursprungs oder Fremdkörper, die von artfremden Transplantaten stammen, liegen vor, wenn bei auto-, homöo- oder heteroplastischer Pfropfung zwischen den lebendigen Gewebemassen der beiden Pfropfsymbionten ansehnliche Schichten oder unscheinbare Einsprengsel toten Gewebes liegen, so daß die Verwachsung jener durch tote Einschlüsse behindert wird. Wie bereits mitzuteilen war, ist diese Behinderung keine endgültige; vielmehr können selbst dickwandige, auch verkorkte und verholzte Anteile unter dem Einfluß ihrer lebenden Nachbarschaft allmählich gelöst und zu völligem Schwinden gebracht werden. „An einer oder mehreren bestimmten Stellen der Korkplatte, meist in der Mitte oder gegen den Stamm zu, beginnt der Kork sich in gewisser Weise zu verändern. Die Zellwände parallel zur Korkplatte werden dünner, durchsichtiger; auch der im Innern eingeschlossene, ganz dunkelbraune Kern von zerdrückten, früher äußersten Korkzellen färbt sich an jenen Stellen etwas heller; die Auflösung des Korkes beginnt. Die Produktion des Lösungsmittels geschieht wahrscheinlich in den angrenzenden Rindenpartien bzw. den jüngst angelegten Korkzellen. Allmählich verschwindet zuerst der innere, braune Kern, und die eigentlichen Korkschichten schließen sich zusammen. Diese werden nun von außen an abgetragen. In die entstandenen Lücken dringt von beiden Seiten das Rindenparenchym vor, bis nach Schwinden der letzten Korklage eine Vereinigung beider parenchymatischer Teile erfolgt. Nun hat man zwei einander gegenüberstehende Reste der Korkplatte bzw. mehrere Korkinseln im Parenchym, die aber stets von einem völlig geschlossenen Mantel von jugendlichen Korkzellen umgeben sind, da in einer bestimmten Zone, am äußersten Rande, in dem Maße als die Korkzellen aufgelöst werden, sich nach innen immer neue Korkzellen bilden. Die Auflösung des Korkes geht stets nur an denjenigen Stellen vor sich, wo sie begonnen hat, nämlich am Rande jener Korkinseln. Diese schmelzen dadurch mehr und mehr ab, bis auf diese Weise die ganze Korkplatte aufgelöst und resorbiert ist. An der Grenze zwischen dem Kallus und dem alten Holz bleiben indessen fast stets einige deutliche Reste der Korkplatte übrig. Dadurch ist es möglich, selbst an längst vernarbten Wunden die Stelle zu bestimmen, wo die Vereinigung der Wundränder einst stattgefunden hat.“

Ähnliche Beobachtungen wie MÄULE²⁾, dessen Bericht hier wiedergegeben ist, sammelte KRIEG, der auf die Erfüllung der toten Korkzellen durch thyllenartig wachsende Nachbarzellen besonderen Nachdruck legt³⁾.

Erneute Untersuchung des Vorgangs der Korkresorption wäre erwünscht. Ein geeignetes Objekt dürften die Kakteenpfropfungen abgeben (Untersuchungen an *Echinocactus Ourselianus* auf *Cereus*-Arten).

Auch das Verhalten obliterierter Stomata in langlebigen Blättern und das Verhalten der Membranleisten, zu welchen die Schließzellen von

1) MELCHIOR, H., Üb. d. anat. Bau d. Saugorgane v. *Viscum album* L. (Beitr. z. allg. Bot. 1921, 2, 55).

2) MÄULE, C., Der Faserverlauf im Wundholz. Eine anatom. Untersuchung (Bibl. bot. 1895, 33, 30).

3) KRIEG, A., Beitr. z. Kenntnis d. Kallus- und Wundholzbildung geringelter Zweige u. deren histol. Veränderungen. Diss. Würzburg 1908.

ihren Nachbarinnen zusammengedrückt werden, verdient nähere Prüfung auf Resorption. Daß auch ohne Pfropfung, lediglich unter dem von Ver-

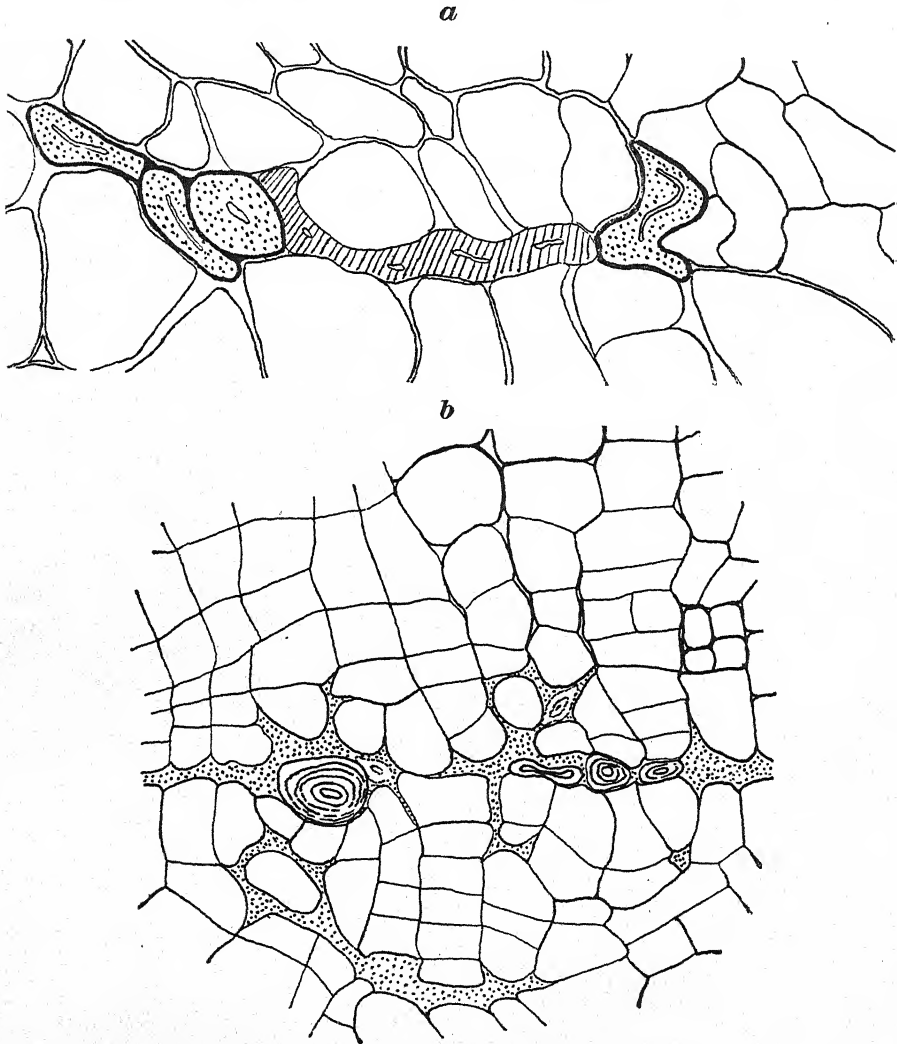


Fig. 250.

Resorption der Bastfasern von *Linum*; *a* frühere, *b* spätere Stadien der Desorganisation, bei *b* sind die Bastfasergruppen, die durch wucherndes Kallusgewebe verlagert worden sind, als punktierte Streifen eingetragen. Nach SCHILLING.

wundungen ausgehenden Reiz, nach Verwundung durch Hagelschlag, Kollenchym und sogar dickwandige Bastfasern des Flachsstengels resorbiert werden können, ist das wertvolle Ergebnis der von SCHILLING angestellten Untersuchungen¹⁾; die Bastfasern verlieren ihre normale Querschnittsform,

1) SCHILLING, Über hypertroph. u. hyperplast. Gewebswucherungen usw., s. o. p. 51 Anm.; SCHILLING, Zur Kenntnis d. Hagelflachs (Faserforschung 1912, 1, 102).

werden zu einer formlosen Masse zusammengepreßt und von dem wuchernden Nachbargewebe verlagert (Fig. 250).

Wenn einzelne Zellen und dünne Lagen toten Gewebes resorbiert werden können, so besteht die Möglichkeit des gleichen Schicksals wohl auch für umfangreiche Einschlüsse nekrotischen Materials, wie sie nach Kontakt und bei der Verwachsung alter Wurzeln und Stämme eingeschlossen und zunächst noch viele Jahre nach der Verwachsung wiedergefunden werden. GÖPPERT¹⁾ stellte fest, daß sie „auf eine freilich schwer begreifliche Weise“ endlich ganz verschwinden.

Es scheint, daß Kallusgewebe eine besondere lösende Kraft gegenüber toten Geweberesten zukommt; vielleicht gelingt es, durch künstliche Einführung geeigneter Gewebestücke in proliferierende Kallusmassen und durch Beobachtung ihres weiteren Schicksals neue Anhaltspunkte zur Beurteilung der Zytolyse zu gewinnen.

Die Zersetzung des Holzes pilzbefallener Bäume ist von Mykologen und den an der Holznutzung interessierten Vertretern der angewandten Botanik oftmals untersucht worden²⁾.

Bilder, die pathologisch-anatomisches Interesse gewähren, kommen bei ungleichmäßiger Zersetzung des Holzes zustande.

Manche Pilze lassen in dem rot oder braun verfärbten Holz helle Nester entstehen, an welchen Entholzung eingetreten ist (*Trametes pini*, *Tr. radiciperda*, „Rebhuhnholz“ des *Stereum frustulosum* auf *Quercus*).

Da nicht alle Schichten des Holzes gleich stark angegriffen werden, zerfällt das Frühholz eher als das Spätholz, so daß der Holzkörper in zylinderähnliche Schalen sich aufspalten kann (Ringfäule des *Trametes*).

11. Allgemeine Bemerkungen zur Histogenese der pathologischen Gewebe.

Durch den Vergleich der pathologisch-histogenetischen Prozesse mit normalen haben wir die Überzeugung gewonnen, daß die Histogenese der pathologischen Gewebe keine Vorgänge in sich schließt, die nicht auch in der Ontogenie normaler Organe ihre Rolle spielten. Es wird nötig sein, den Vergleich zwischen normaler und abnormer Gewebebildung noch von anderen Gesichtspunkten aus als den bisher von uns eingenommenen aufzunehmen.

Wir verglichen oben die pathologischen Gewebe des Pflanzenkörpers mit den entsprechenden normalen und dem Gewebe des Mutterbodens, auf dem sich die abnorme Bildung erhebt, und wurden durch den Vergleich zur Unterscheidung von Homöo- und Heteroplasien geführt.

Vergleichen wir die pathologischen Gewebe und ihre Zellen mit dem gesamten Formenschatz, den die betreffende Spezies an Zellen und Geweben aufzuweisen vermag, so stellt sich heraus, daß entweder die abnormen Zellen und Gewebe den normalen entsprechen — nur erscheinen sie in abnormer Reichlichkeit, zu abnormer Zeit, an abnormem Ort und in anderer Gruppierung als die normalen —, oder daß die abnormen Zellen sich mehr oder minder deutlich von denjenigen unterscheiden, aus welchen der normale Pflanzenkörper sich aufbaut.

1) GÖPPERT, Beob. üb. d. sog. Überwallen der Tannenstöcke. Bonn 1842.

2) Vgl. z. B. NEGER, F. W., Die Krankh. unserer Waldbäume, 1919.

Produktion abnormer Gewebe, deren Zellen den benachbarten normalen Anteilen des pathologisch veränderten Organs völlig gleichen oder doch sehr ähnlich sind, haben wir bei den Homöoplasien bereits kennen gelernt (s. o. p. 345). Die aus irgendwie abnorm gebauten Zellen zusammengesetzten Gewebe sollen der Gegenstand der nachfolgenden Betrachtungen sein.

* * *

Zellen, welche von den der normalen Pflanze irgendwie abweichen, kommen zwar durch dieselben histogenetischen Prozesse zustande wie diese; ihre besonderen Qualitäten bekommen sie aber dadurch, daß die einzelnen histogenetischen Teilprozesse sich mit anderer Intensität abspielen als unter normalen Verhältnissen, oder sich miteinander anders kombinieren als bei der Produktion der normalen Zellen.

Viele der oben geschilderten Anomalien zeigen klar, daß die histogenetischen Prozesse, die normalerweise in bestimmter Folge und bestimmtem Rhythmus sich abzuspielen pflegen, durchaus unabhängig voneinander werden können. Bei wachsenden Wurzelhaaren u. a. hält die Volumenzunahme der Zelle gleichen Schritt mit der Neubildung von Membranzunahme, — wir können aber das Wachstum der Zelle hemmen und sehen doch die Zelluloseproduktion ihren Fortgang nehmen (s. o. p. 373). Zellteilung und Kernteilung sogar sind unabhängig voneinander: auch in Pflanzen, die unter normalen Verhältnissen nur einkernige Zellen besitzen, entstehen vielkernige Elemente, wenn die Bedingungen zur Querwandbildung aus irgendeinem Grunde nicht erfüllt sind; andererseits kann die Kernteilung „gehemmt“ werden, auch wenn das Wachstum der Zellen seinen Fortgang nimmt.

Selbständig wie die genannten Teilprozesse sind auch diejenigen, welche den Zellen ihre charakteristische innere Ausgestaltung geben, d. h. welche die Differenzierung der Zellen und Gewebe ausmachen: die Prozesse der Gewebedifferenzierung, die normalerweise nach einer bestimmten Zahl von Zellteilungen sich abspielen, können abnorm früh eintreten, bevor die „normale“ Zellenzahl vorliegt, oder können ausbleiben, auch wenn die übliche Zahl bereits erreicht oder gar überschritten ist u. dgl. m.

Nach der Art und der Zahl der histogenetischen Teilprozesse, die zur Bildung abnormer Gewebe führen, können wir eine Reihe konstruieren, die mit den einfachsten Hypertrophien beginnt und mit reich differenzierten Hyperplasien endet. Lediglich Wachstum der Zellen beobachten wir beim Zustandekommen vieler hyperhydrischer Gewebe, Wachstum nebst Plasmavermehrung z. B. bei den Gallenhypertrophien; Wachstum, Plasmavermehrung und Kernteilung führen zur Bildung der vielkernigen Riesenzellen; die nämlichen Prozesse nebst Querwandbildung sehen wir bei allen Hyperplasien sich abspielen: im vorigen Kapitel, zumal bei Besprechung der prosoplasmatischen Gallen, hat sich gezeigt, in welcher mannigfaltiger Kombination die verschiedenartigen Differenzierungsvorgänge sich mit den Teilungsprozessen verbinden können, welche eine hyperplastische Gewebewucherung zustande kommen ließen. An *Solanum tuberosum* können nach den Untersuchungen VÖCHTING¹⁾

1) VÖCHTING, a. a. O. 1900.

Knollen zustande kommen, auch ohne daß sich in ihnen die üblichen Stärkemassen ablagernd usw. Selbst an der nämlichen Zelle können sich die Differenzierungsprozesse in abnormer Weise kombinieren derart, daß verschiedene Teile der Zelle verschiedene histologische Charaktere annehmen: die intermediären Zellenformen z. B., die HABERLANDT¹⁾ im Holz von *Cytisus laburnum* fand, haben in einer ihrer beiden Hälften durchaus den Charakter der Libriformfaser, in der anderen den der Ersatzfaser, und bei Besprechung der Wundholzstrukturen haben wir erfahren, daß unter dem Einfluß der Verwundung junge Abkömmlinge des Kambiums an ihren beiden Polen sich verschiedenartig ausbilden können (*Abies cephalonica*, vgl. Fig. 54, p. 88).

Über die verschiedenen Zellenformen, die in pathologischen Geweben auftreten, ist im speziellen Teil und im vorliegenden Kapitel eingehend berichtet worden. Finden sich unter ihnen solche, die wir als „neu“ für die betreffende Pflanzenspezies bezeichnen dürfen, — und in welchem Sinne haben sie etwa für „neu“ zu gelten?

Namentlich für die Gallen, die auffälligsten abnormen Gewebe der Pflanzen, ist die Frage schon wiederholt gestellt und in verschiedenem Sinne beantwortet worden.

GÖBEL²⁾ spricht sich dahin aus, daß bei den Gallen weder morphologisch etwas Neues noch „neue, sonst in der Pflanze nicht vorkommende Gewebebestandteile“ zustande kommen. „Neu ist nur die Kombination des der Pflanze Möglichen, die Eigenschaften, welche die wechselnden Bilder des Kaleidoskops liefern. Mittelbildungen zwischen zwei Organen entstehen dabei sehr häufig.“ Eine Anmerkung bringt dann den Zusatz: „Übrigens fanden sich Zellformen, die bei ungestörter Entwicklung nicht vorhanden sind, namentlich auch bei Haarbildungen der „Erineum“-Gallen. Diese durch Milben verursachten Haarbildungen stehen gleichfalls im Dienste der Parasiten und weichen von den normalen Haargebilden der betreffenden Pflanzen ab.“ GÖBELS Auffassung scheint APPEL³⁾ zu teilen. — Anderer Ansicht ist BEYERINCK⁴⁾. Nach ihm sind in der Tat „neue“ Zellen- und Gewebeformen in den Gallen — zumal den Vertretern des *tinctoria*- und *kollari*-Gallentypus — anzutreffen. Ebenso urteilen HERBST⁵⁾, BERTHOLD⁶⁾ u. a.

Von den Vertretern der gegenteiligen Auffassung nenne ich noch DE VRIES⁷⁾. Nach ihm sind die Gallen auch bei höchster Differenzierung nur

1) HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanatomie, 4. Aufl. 1909, 601.

2) GÖBEL, Organographie, 1. Aufl. 1898, 1, 169, 170.

3) APPEL, Über Phyto- und Zoomorphosen. Königsberg 1899.

4) BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Zynipidengallen. Amsterdam 1882.

5) HERBST, Über die Bedeutung der Reizphysiologie, 2. T. (Biol. Zentralbl. 1895, 15, 721).

6) BERTHOLD, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation 1898, 1, Einleitung, 9. Hierzu auch GÖBEL in Flora 1899, 86, 234. Vgl. ferner PRILLIEUX, Étude sur la formation et le développ. de quelq. galls (Ann. sc. nat. bot., sér. 6, 1876, 3, 135); KÜSTER, Beiträge zur Anatomie der Gallen (Flora 1900, 87, 176 ff.). COSENS, A., A. contrib. to the morphol. and biology of insect galls (Transact. Canadian Inst. 1912, 9, 293). Beiträge zu derselben Frage z. B. bei COSENS, A. & SINCLAIR, T. A., Aeriferous tissue in willow galls (Bot. Gaz. 1916, 62, 210). TROTTER, A., Intorno all'evol. morfol. delle galle (Marcellia 1920, 19, 120, 127).

7) DE VRIES, Intrazelluläre Pangenesis 1889, 117.

aus solchen anatomischen Elementen aufgebaut, welche auch sonst in der sie tragenden Pflanze gefunden werden; „nur die der eigentümlichen, sich später in ein dünnwandiges Nahrungsgewebe verändernden Steinzellenschicht mancher Zynipidengallen machen eine bisher nicht völlig erklärte, jedoch wohl nur scheinbare Ausnahme“¹⁾. —

Unter denselben Gesichtspunkten wie die Gallen verdienen auch alle anderen abnormen Gewebebildungen untersucht zu werden. BERTHOLD (a. a. O.) erwähnt die abnormen Zellen, die bei Regenerationen und Wundheilungen zu beobachten sind. Zu gleichen Resultaten kam früher bereits VÖCHTING²⁾, der in Wundgeweben u. a. neuartige Zellen entstehen sah.

Die Uneinigkeit der Autoren erklärt sich zweifellos durch Unklarheit in der Fragestellung. Daß auch die absonderlichsten Hyperplasien hinsichtlich des zellularen Charakters ihres Baues den normalen Pflanzenteilen gleichen, ist nie bestritten worden; die Frage ist: wie müssen abnorme Zellen beschaffen sein, wenn sie als „neue“ Zellenarten bezeichnet werden dürfen? Offenbar haben die genannten Forscher diese Frage verschieden beantwortet und sind daher bei ihren Schlußfolgerungen zu verschiedenen Resultaten gekommen. Wir werden uns vor allem über die Vorfrage ins klare kommen müssen, bevor wir das oft behandelte Problem von neuem aufnehmen.

„Neue“, d. h. vom Normalen abweichende Qualitäten lassen sich nach verschiedener Richtung erwarten: die Größenverhältnisse können „neu“ sein oder die Formen oder schließlich die innere Ausgestaltung der Zellen. Wir werden hiernach die abnormen Zellen auf ihre Größe, Form und innere Ausgestaltung hin mit den normalen vergleichen müssen.

Größe der Zellen. — Abgesehen von den ungegliederten Milchröhren, die sich durch (theoretisch) unbegrenztes Wachstum auszuzeichnen scheinen, kommt jeder Zellenart der gewebebildenden Pflanzen eine bestimmte, schon früh erreichte Größe zu, die unter „normalen“, d. h. unter den in der freien Natur zumeist verwirklichten Bedingungen bei der einzelnen Spezies nur innerhalb enger Grenzen schwankt³⁾.

Wir sahen aber früher, daß Zellen der verschiedensten Gewebeformen hypertrophieren, d. h. über das Normalmaß hinaus ihr Volumen vergrößern können, ohne daß durch nachfolgende Teilungen das Volumen der Zellen wieder reduziert würde. Zu erörtern bleibt, ob vielleicht die größten Zellen, die innerhalb eines normal entwickelten Pflanzenkörpers anzutreffen sind, das für die betreffende Spezies gültige Maximalvolumen anzeigen, über das hinaus keine Zelle irgendeines Gewebes jener Spezies hypertrophieren kann — derart, daß hinsichtlich der Zellengröße die Pflanze nichts erreiche, was nicht bereits unter normalen Verhältnissen in irgendwelchen Organen ihres Körpers erreicht wird.

Am leichtesten lassen sich die Verhältnisse bei den primitiven Organismen übersehen, die unter normalen Verhältnissen nur Zellen einer Größe entwickeln, wie z. B. bei den Bakterien. Die oft riesigen Involutions-

1) Nach WEIDELS Untersuchungen (a. a. O. 1911) tritt die Verwandlung der Steinzellen in der von BEYERINCK beschriebenen Art und Weise nicht ein; vgl. oben S. 204 Anm.

2) VÖCHTING, Über Transplantationen am Pflanzenkörper 1892; Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 1).

3) Messungen z. B. bei STERP (s. o. S. 257, Anm. 3).

formen der Spaltpilze lehren ohne weiteres, daß unter abnormen Verhältnissen die Zellen weit über das Normalmaß hinaus wachsen können, ohne daß bestimmte Grenzen erkennbar wären. Die von GERASSIMOFF studierten, abnorm großen Konjugatenzellen sind insofern besonders interessant, als wir hier infolge uns bekannter innerer Veränderungen der Zellen (Zunahme des Kerninhalts) den Rhythmus Wachstum-Zellteilung derart modifiziert sehen, daß erheblich größere Zellen als unter normalen Umständen entstehen.

Ganz ebenso liegen die Verhältnisse bei den höheren Pflanzen; auch bei ihnen finden wir keine Stütze für die Annahme, daß ein im normalen Pflanzenkörper festgelegtes Grenzvolumen bestimmend sei für die unter abnormen Verhältnissen erwachsenen Zellen. Fig. 251 stellt bei gleich

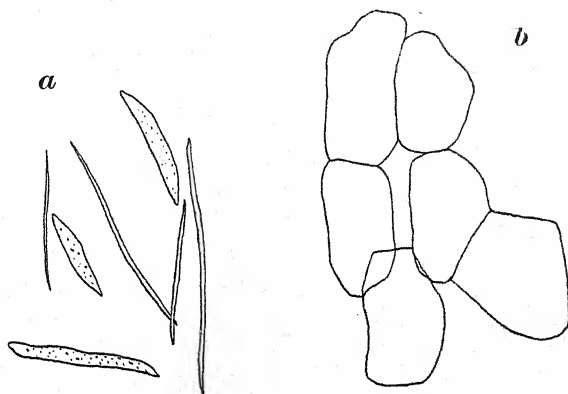


Fig. 251.

Vergleich normaler und abnormer Zellen auf ihre Größe. *a* einige normale Libriformfasern und Gefäßstücke von *Quercus*. *b* Zellen aus der Galle von *Neuroterus baccarum* (auf *Quercus*). Gleich starke Vergrößerung.

starker Vergrößerung links einige Libriformfasern und Gefäßstücke von *Quercus* dar, rechts einige Zellen der von *Neuroterus baccarum* erzeugten Eichengalle: daß hier die abnormen Zellen das Volumen der normalen weit hinter sich lassen, bedarf keiner weiteren Erläuterung. Die Frage, welches Höchstvolumen einkernige Zellen einer Pflanzenspezies unter anomalen Lebensbedingungen (hyperhydrische Gewebe, Gallen usw.) erreichen, ist bisher noch nicht in Angriff genommen worden.

Daß die Zellen eines Gewebes unter abnormen Verhältnissen erheblich größer werden als die entsprechenden normalen, ist häufig; daß sie erheblich kleiner ausfallen, ist seltener. Gleichwohl existieren auch nach unten zu keine festen, von der Struktur normaler Individuen ablesbare Grenzen. Ich erinnere an die p. 257 beschriebenen Zwerg-Desmidiaceen, an die überaus englumigen Myzelfäden, die man in nährstoffarmen Lösungen entstehen sieht u. ä. Bei höheren Pflanzen ist der Fall selten, daß die Größe der Zellen so erheblich, wie sie das Normalvolumen überschreiten kann (Fig. 251), auch hinter diesem zurückbleibt. Wiederum ist die Frage, wie klein die Zellen einer bestimmten Spezies im äußersten Falle werden können, noch nicht behandelt worden.

Zusammenfassend stellen wir fest: hinsichtlich ihrer Größe sind die Zellen einer Pflanze bei pathologischer Entwicklung nicht an das gebunden, was die normale Pflanze bereits leistet. —

Form der Zellen. — Die Form umhäueter Zellen ist bei den Pflanzen identisch mit der Form ihrer Zellulosehülle. Die Form der letzteren wird bestimmt durch die Art ihrer Entstehung, durch Raumverhältnisse u. a., besonders aber durch die Flächenwachstumsvorgänge, die sich an der Membran abspielen.

Die wachsenden Zellen eines *Spirogyra*-Fadens bleiben zylindrisch, so lange die neu hinzukommenden Zelluloseteilchen allseits gleichmäßig in longitudinaler Richtung zwischen die vorhandenen eingelagert werden. Entsteht ein Kopulationsast, so müssen an einer bestimmten Stelle der zylindrischen Wand in longitudinaler und tangentialer Richtung Einlagerungen stattgefunden haben. Wenn unter der Einwirkung von Äther tonnenförmig geschwollene Zellen entstehen (s. o. p. 311), so müssen wir annehmen, daß in tangentialer Richtung neue Teilchen in die Membran eingelagert worden sind, und zwar in der Mitte der Zelle reichlicher als an den beiden Enden. Unter abnormen Verhältnissen finden also an den Zellen anders verteilte Einlagerungen statt, entstehen somit andere Formen als unter normalen Bedingungen.

Noch lehrreicher ist die Betrachtung der oben (p. 297) beschriebenen mannigfaltig deformierten Wurzelhaare, Pilzhyphen usw. Unter abnormen Verhältnissen treten die verschiedensten Abweichungen auf; es entstehen keulige oder kugelige Formen; wachsen die unter der Spitze liegenden Abschnitte stärker als diese selbst, so entstehen becherartige Zellen usw., — es gibt überhaupt keine Formen, die nicht durch abnorme Modifikation des Flächenwachstums zustande kommen könnten, und die wir nicht tatsächlich an den genannten Objekten unter abnormen Bedingungen auftreten sahen.

Die Frage, ob der Formenschatz der normalen Zellen maßgebend ist für die unter abnormen Verhältnissen möglichen Deformationen, ist durchaus zu verneinen. Ich erinnere wiederum an die Bakterien, die bei normaler Entwicklung nur Zellen von Stäbchenform entwickeln, deren Involutionsformen aber in der mannigfaltigsten Weise aufgeschwollen, gewunden oder verzweigt erscheinen. Ebenso wie hinsichtlich der Größe, steht auch betreffs der Form den abnormen Zellen ein — ich darf sagen, unbegrenzter Spielraum offen. Daß für die höheren Pflanzen das gleiche gilt, lehren die merkwürdigen Erineumhaare (Fig. 154), die zweiarimigen Trichome der Galle des *Neuroterus numismalis* (Fig. 156) u. a. m. — unter normalen Verhältnissen entstehen an den erineumtragenden Gewächsen und an der Wirtspflanze der *numismalis*-Galle niemals Zellen von jener Form.

Wir können somit konstatieren, daß Intensität, Lokalisation und Richtung des Membranwachstums und damit die Zellenform beeinflusst werden durch die Summe aller auf die Zelle einwirkenden (inneren und äußeren) Faktoren, und daß unter abnormen Verhältnissen in der Tat „neue“ Zellenformen zustande kommen können.

Wie mannigfaltig selbst die mitten im Gewebeverband eingeschlossenen Zellen sich gestalten können, mögen Fig. 204, 205 und 211 in Erinnerung bringen.

Innere Ausgestaltung der Zellen. — Mit den Grenzen, welche für den Entwicklungsgang der Pflanzenzellen auch unter abnormen Ver-

hältnissen maßgebend bleiben, werden wir erst bei Berücksichtigung der inneren Ausgestaltung der Zellen bekannt.

Es war früher wiederholt davon die Rede, daß Zellen der verschiedensten Art und Herkunft unter bestimmten abnormen Verhältnissen ihnen fremde Charaktere annehmen können, die vielfach auf Veränderungen in der physiologischen Wirksamkeit der Zellen Schlüsse zu ziehen gestatten: Zellen, die unter normalen Verhältnissen farblos bleiben, entwickeln Chloroplasten, dünnwandige Zellen bekommen durch Membranverdickung eine besondere, z. B. netzartige Wandstruktur usw. Nähere Betrachtung lehrt nun, daß das abnorme Ergrünen nur bei Pflanzen eintritt, die auch unter normalen Verhältnissen irgendwo Chloroplasten entwickeln, daß ferner abnorme netzförmige Wandverdickungen nur bei Pflanzen auftreten, bei welchen auch für bestimmte normale Elemente bereits derselbe Ausgestaltungsprozeß bekannt ist. Die Eigenschaften des Plasmas, die als Voraussetzung zur Bildung des Chlorophylls, bestimmter Wandverdickungen usw. zu betrachten sind, entstehen also nicht „neu“ unter dem Einflusse bestimmter abnormer Verhältnisse, sondern betätigen sich nur in Zellen oder Geweben, in welchen bei normalem Entwicklungsgange die äußeren und inneren Bedingungen für Chlorophyllbildung usw. nicht verwirklicht sind, in welchen also bestimmte Fähigkeiten des Plasmas latent bleiben mußten.

Obwohl die Pflanze hinsichtlich der inneren Ausgestaltung ihrer Zellen auch unter abnormen Verhältnissen stets mit denselben Fähigkeiten auskommen muß, die bereits im normalen Entwicklungsgange sich betätigen können, so können doch in der Weise alle möglichen neuartigen Zellenarten zustande kommen, daß sich die bekannten Differenzierungsprozesse an größeren oder kleineren oder an anders geformten Zellen oder an den Zellen anderer Organe abspielen als unter normalen Verhältnissen: ich erinnere an die eigenartigen Kallushypertrophien der Orchideen (Fig. 48), die parenchymatischen Tracheiden im Kallusgewebe (Fig. 59), an die verzweigten Holzfasern (Fig. 204), an die in Prothallien zuweilen auftretenden Tracheiden und andere bei Besprechung der Heterotopie erledigte Fälle.

Weiterhin ist zu beachten, daß bestimmte, vom normalen Entwicklungsgange her bekannte Prozesse mit abnormer Intensität — schwächer oder stärker als unter normalen Verhältnissen — sich betätigen können, und daß ferner die Teile einer Zelle untereinander ungleiche Ausbildung erfahren können, wenn die maßgebenden Bedingungen nicht an allen Teilen der Zelle in gleicher Weise zur Geltung kommen. Pflanzen, welche die Fähigkeit zur Sklereidenbildung besitzen, können unter abnormen Verhältnissen ungewöhnlich dünnwandige und abnorm starkwandige Sklereiden erzeugen, oder es entstehen statt allseits gleichmäßig verdickter Zellen einseitig verdickte und dergleichen mehr (Fig. 161).

Solange es nicht gelungen ist, die Zellen chlorophyllfreier Pflanzen zum Ergrünen zu bringen, die Gewebe von Zellkryptogamen zur Erzeugung von Tracheiden zu veranlassen, solange nicht in abnormen Geweben sklereiden- oder stereidenfreier Pflanzen Steinzellen oder Fasern gefunden werden, dürfen wir an der Annahme festhalten, daß für die Ausgestaltung der Zellen unter abnormen Verhältnissen immer und überall nur die „normalen“ Fähigkeiten der Zellen in Frage kommen, und niemals neue Qualitäten auftreten. Sollte es jemals glücken, neue Qualitäten experimentell

hervorzurufen, so wird damit eine phylogenetische Frage gelöst, eine neue Spezies entstanden sein.

Nach allem, was wir bisher wissen, kommen die abweichenden Strukturen anomaler Gewebe dadurch zustande, daß Wachstums- und Gestaltungsvorgänge sich anders kombinieren als unter normalen Verhältnissen. Wie „ein Klavier vermöge seines Baues dazu befähigt ist, auch solche Harmonien und Disharmonien ertönen zu lassen, an die man bei seiner Konstruktion nicht dachte, und die auch bis dahin nie erklangen, vermag auch der Organismus vermöge seines Baues und seiner Eigenschaften und der hierdurch bedingten Fähigkeiten, Reaktionen auszuführen, die normal nicht eintreten, die sich vielleicht niemals in seinen Ahnen abspielten¹⁾.“ Wollen wir die bei der Gallenbildung usw. eintretenden Gestaltungsprozesse als abnorme Kombination normaler Komponenten verstehen, so dürfen wir aber nicht die einzelnen Zellen, aus welchen sich die normalen und abnormen Gewebe zusammensetzen, als gegebene, dauernd gültige Größen betrachten und miteinander vergleichen, sondern müssen in der Analyse noch weiter gehen und die einzelnen Teilprozesse vergleichen, durch welche die Zellen der normalen und abnormen Gewebe zustande kommen. Vergleichen wir die Zellen als Ganzes miteinander, so kommen wir zu dem Resultat, daß der Organismus allerdings „Neues“ zu produzieren vermag; halten wir uns an die einzelnen Teilprozesse, so erkennen wir, daß das „Neue“ denselben Prozessen und denselben Qualitäten des Plasmas seine Entstehung verdankt wie die normalen Elemente: denn die Lokalisation, die Intensität und die Kombination dieser verschiedenen Teilprozesse können je nach den wirksamen Bedingungen sehr verschieden ausfallen und die mannigfaltigsten Produkte zustande kommen lassen.

Hiermit sind, wie ich glaube, auch die Widersprüche in den Angaben der oben genannten Autoren erklärt: je nachdem wir die fertigen Zellen selbst miteinander vergleichen oder die Teilprozesse, durch welche jede einzelne zustande kommt, ins Auge fassen, werden wir uns für das Zustandekommen „neuer“ Elemente oder im entgegengesetzten Sinne aussprechen müssen.

Die einzelnen Teilprozesse, welche den Werdegang der verschiedenartigen normalen Zellen zusammensetzen, können nun in so mannigfaltiger Weise sich miteinander kombinieren, daß buchstäblich eine unendliche Fülle von Zellen- und Gewebeformen möglich wird. Ich erinnere an die Gallen, besonders an die prosoplasmatischen: die oben beschriebenen Beispiele werden eine Vorstellung von dem Formenreichtum ihrer Gewebe gegeben haben.

Die Mannigfaltigkeit in den Reaktionen der Zellen und Gewebe entspricht der Mannigfaltigkeit in der Kombination der wirksamen Faktoren, die ebenfalls ins Unbegrenzte variiert werden kann. Wir wollen uns die unterschiedlichen Reaktionen, die bei den Gallenbildungen u. a. vorliegen, nicht durch prästabilisierte Reaktionsmechanismen erklären, von welchen bald der eine, bald der andere in Tätigkeit gesetzt wird, sondern durch die variierte Kombination der wirksamen (inneren und äußeren) Faktoren: die Wirkungsweise jedes einzelnen Faktors bleibt an dem nämlichen Substrate und unter gleichen Bedingungen stets die gleiche: die Mannigfaltig-

1) PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1901, 2, 171.

keit in den Gewebeprodukten der Pflanze erklärt sich durch die eigenartige Kombination der verschiedenen wirksamen Faktoren, von welchen später eingehend zu sprechen sein wird.

Trotz allen Verschiedenheiten, die die Reaktionen verschiedener Gewebearten auf die nämlichen Reize erkennen lassen, wird daran festzuhalten sein, daß in allen lebenden Pflanzenzellen, auch in den Zellen der höheren Pflanzen, die Potenz zur Entwicklung aller histologischen Charaktere, die der betreffenden Spezies zukommen, schlummert, — daß alle Zellen entweder unmittelbar alle jene Charaktere anzunehmen befähigt sind oder doch nach Wachs-

tum und Teilung Tochter- und Einzelzellen liefern können, welche irgendwelche histologischen Charaktere aus dem Repertoire der betreffenden Spezies annehmen. Die verschiedenen Zellenformen, aus welchen sich ein Pflanzenorgan aufbaut, unterscheiden sich hiernach nicht grundsätzlich voneinander hinsichtlich der in ihnen liegenden Potenzen, sondern durch die unterschiedliche Reaktionsfähigkeit bestimmten Bedingungen gegenüber. In der Tat sehen wir, daß nicht nur aus Epidermiszellen (*Begonia* u. a.), aus Markzellen, aus Kambium oder sekundärem Rindengewebe (Kallus an *Populus*-Stecklingen) usw. neue Vegetationspunkte entstehen können, und von diesen sich alle für die Pflanzenart charakteristischen Gewebeformen ableiten, sondern auch ohne Vermittlung

eines neugebildeten Urmeristems — allerdings meist nach mehreren Zellteilungen — und unter Einwirkung der verschiedensten Faktoren alle möglichen Zellenformen aus Gewebematerial hervorgehen, die normalerweise nichts mit jenen zu tun haben. Heterotropien (s. o. p. 246 ff.) sind eine weitverbreitete Erscheinung und bei Angehörigen aller Pflanzengruppen zu beobachten: ein besonders lehrreiches Beispiel ist von HILDEBRAND in den teratologischen Haaren von *Antirrhinum majus*¹⁾ gefunden worden; selbst ein bereits differenziertes Keulenhaar kann aus seinem Kopfe noch ein Drüsenhaar produzieren (Fig. 252). In der Mehrzahl der Fälle bereiten sich die Heterotropien wohl schon in sehr frühen Stadien

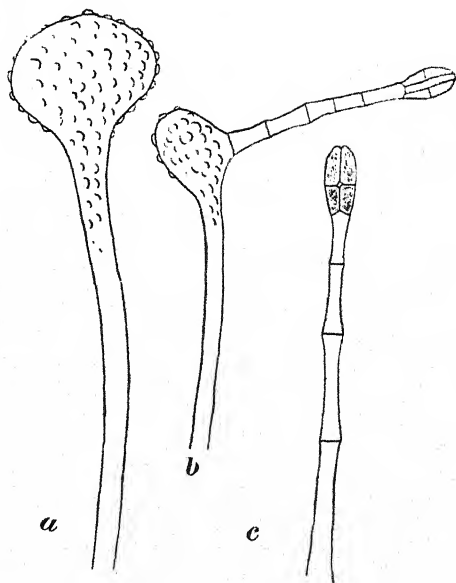


Fig. 252.

Anomales Haar (b) von *Antirrhinum majus* aus dem Inneren der Blumenkrone, a und c normale Haarformen. Nach HILDEBRAND.

1) HILDEBRAND, FR., Einige Beiträge z. Pflanzenteratol. (Bot. Zeitg. 1890, 48, 305). Vgl. auch HILDEBRAND, Üb. einige Pflanzenbastardierungen (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1889, Taf. II, Fig. 19).

der Differenzierung vor: Antheridien entstehen auf Farnprothallien nicht immer oberflächlich, sondern zuweilen auch im Inneren des Gewebes¹⁾; Schließzellen entstehen unter normalen Umständen nur in der oberflächlichsten Zellenlage der Organe, VÖCHTING und MAGNUS sahen sie abnormerweise auch in der zweiten Zellschicht entstehen (s. o. p. 247); Periblemzellen verwundeter Wurzeln können zu typischen Wurzelhaaren heranwachsen²⁾, die sonst nur aus der Epidermis hervorgehen. Bei der Entstehung der Gallen des *Oligotrophus annulipes* (auf *Fagus*) wachsen die Zellen der obersten Palisadenschicht der Blätter zu typischen Haaren aus (Fig. 131)³⁾, und die endogenen Gallen, welche viele Zynipiden auf den Eichen erzeugen, sind von typischer stomatatrager Epidermis umkleidet. Aus dem vom Grundgewebe sich ableitenden Phellogen können Epidermiszellen hervorgehen (s. o. p. 177), Grundgewebszellen zu typischen Gefäßsträngen sich umwandeln (Fig. 120) usw.; vor allem sehen wir bei der Gallenbildung auch aus den Zellen des Mesophylls, der primären Rinde usw. die verschiedensten anderen zartwandigen und dickwandigen Grundgewebsformen hervorgehen. KREH fand, daß jugendliche Rhizoiden von Lebermoosen noch regenerationsfähig sind⁴⁾, und bei *Pteris longifolia* können die neben dem spermatogenen Gewebe liegenden vegetativen Zellen „ausnahmsweise“ Spermatozoen liefern⁵⁾, — kurzum aus jedem Gewebe kann alles werden⁶⁾.

Eine Spezietät der Gewebe, wie sie für die tierischen und menschlichen Gewebe in Anspruch genommen zu werden pflegt, existiert also bei den Pflanzen nicht⁷⁾. Stoßen wir hiermit wirklich auf einen prinzipiellen

1) Vgl. z. B. MOTTIER, Beobacht. üb. einige Farnprothallien mit Bezug auf eingebettete Antheridien und Apogamie (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **56**, 65); dort weitere Literaturangaben.

2) NĚMEC, Studien üb. Regeneration 1905, 311.

3) Vgl. KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 223 (Fig. 117).

4) KREH, Üb. d. Regeneration d. Lebermoose (Nova acta Acad. Leop.-Carol. 1909, **90**, 213).

5) PFEIFFER, Abnormalities in prothallia of *Pteris longifolia* (Bot. Gaz. 1912, **53**, 436). Man vergleiche ferner die oben (S. 246 ff.) bei Besprechung der Heterotopien angeführten Beispiele.

6) Kritik dieses Satzes z. B. bei DRIESCH, H., Stud. üb. Anpassung und Rhythmus (Biol. Zentralbl. 1919, **39**, 433, 451); ich bin nicht sicher, ob DRIESCH mich in allen Punkten richtig verstanden hat. Die hier und in früheren Schriften von mir vertretene Auffassung geht dahin, daß die Pflanzen unter abnormen Bedingungen aus jeder Zellengattung jede beliebige andere arteigene produzieren können, wenn der Eingriff früh genug erfolgt und unter geeigneten Bedingungen wirken kann. Artfremde Zellenformen, d. h. solche, die in ihrer Differenzierung Züge aufweisen die der vorliegenden Spezies fremd sind, werden auch unter anomalen Bedingungen nicht von ihr entwickelt.

7) Vgl. KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 299; derselben Auffassung hat auch VÖCHTING Ausdruck gegeben (Untersuchungen zur experim. Anatomie und Pathologie d. Pfl. 1908, 98 ff.). Die Vorgänge der Regeneration der Wurzeln, und zwar ihren Ablauf unter normalen äußeren Bedingungen, hat NĚMEC mit Rücksicht auf die Frage nach der Spezietät der Pflanzengewebe eingehend erörtert und ist dabei zu ähnlichen Resultaten gekommen, wie unsere obigen Ausführungen sie ergeben haben (Studien über die Regeneration 1905, 308 ff.): „Das Dermatogen kann weder Periblem- noch Pleromelemente bilden, das Periblem kann direkt das Dermatogen aus sich differenzieren, nicht jedoch das Plerom. Sich selbst kann es in nennenswertem Maße nur in den jüngsten Zonen ergänzen, in den vom Vegetationspunkt weiter entfernten Partien wird diese Fähigkeit auf seine inneren Zellschichten beschränkt. Das Plerom besitzt die Fähigkeit, ein Meristem zu bilden, dessen Produkte eine neue Epidermis (Dermatogen), Periblem- und Pleromelemente abgeben können (a. a. O. 313).“ Dieser Unterschied im Verhalten verschied-

Unterschied zwischen tierischen und pflanzlichen Geweben? oder erklärt sich vielleicht die Differenz dadurch, daß der Entwicklungsgang der tierischen Gewebe, vorzugsweise durch „innere“ Faktoren bestimmt, vom Wechsel „äußerer“ Faktoren, mit welchen wir im Experiment arbeiten, nicht so energisch beeinflußt werden kann wie der Entwicklungsgang der Pflanzengewebe? Die Feststellung, daß diesen eine Spezietät fehlt, ermutigt zu erneuter Revision der Frage für die tierischen Gewebe — auch die Gewebe der höheren Tiere¹⁾.

Nach dem Gesagten kann es wohl nicht mehr wundernehmen, daß auch diejenigen Zellen- und Gewebeformen, welche die systematische Anatomie der Pflanzen als charakteristisch für bestimmte Gattungen oder Familien kennen gelehrt hat, unter abnormen Entwicklungsbedingungen in den Organen derjenigen Gewächse, bei welchen wir sie normalerweise antreffen, ausbleiben und bei solchen erscheinen, die sie sonst nicht aufweisen: markständige Gefäßbündel erscheinen unter dem Einfluß pathogener Beeinflussungen bei Pflanzen, die sie normalerweise nicht besitzen; halbseits verdickte Steinzellen, wie sie für Laurazeen charakteristisch sind, erscheinen in großer Mannigfaltigkeit in den Zynipidengallen von *Quercus*²⁾, deren normale Organe derartige Zellenformen nicht enthalten; VÖCHTING fand in den Geschwülsten dekapitierter, am Blühen veränderter Kohlrabipflanzen kollaterale neben konzentrischen Bündeln³⁾; von abnorm gebauten Bündeln in Zynipidengallen (BEYERINCK) war schon oben die Rede (p. 233).

dener Gewebearten und die von NĚMEC gefundene Beschränkung ihrer Entwicklungsmöglichkeiten gelten, wie NĚMEC ausdrücklich hervorhebt, freilich nur für das unter normalen Außenbedingungen beobachtete Verhalten der Zellen und Gewebe. Andererseits stimmen die von ihm gefundenen Unterschiede zwischen Dermatogen und Plerom usw. überein mit den bei früheren Gelegenheiten von uns wiederholt konstatierten trägeren Reaktionen der Epidermiselemente gegenüber dem Verhalten der Grundgewebsanteile u. a.; daß aber selbst die trägen Epidermiszellen zu überraschenden Umbildungen angeregt werden können, lehren gerade die Gallen (Fig. 144 oder 153). Ihre Ontogenese stützt die Theorie von der Totipotenz aller lebenden Zellen einer Pflanzenspezies, nach der es nur auf die richtige Kombination aller Bedingungen ankommt, um aus beliebigen Anteilen einer Pflanze alle möglichen der betreffenden Spezies erreichbaren Zellenformen zu erziehen. Über die ähnlich sich abstuftenden Unterschiede im Verhalten der Gewebelagen eines Agarizeenfruchtkörpers (*A. campestris*) hat W. MAGNUS berichtet (Über die Formbildung der Hutpilze. Arch. f. Biontologie 1906, 1, 85). Analoge Beispiele ließen sich auch aus dem Forschungsgebiet der Zoologen anführen. — Die Frage nach der Totipotenz pflanzlicher Zellen ist schon wiederholt diskutiert worden. PFEFFER erörtert (Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1904, 2, 171) die Möglichkeit, daß aus Pollenschläuchen vollständige Pflanzen zu erziehen sind. In der Tat ist bereits festgestellt worden, daß auch mit der Chromosomenzahl der Zellen bzw. Kerne über das Entwicklungsschicksal der Zellen nichts Endgültiges und Ausschließendes präjudiziert ist, daß haploide Zellen auch diejenigen Formen liefern können, die der diploiden Generation des unter normalen Bedingungen sich entwickelnden Individuums angehören — und umgekehrt.

1) Zahlreiche Literaturnachweise für die hier gestreifte Frage z. B. bei HEIDER, Ist die Keimblattlehre erschüttert? (Zool. Zentralbl. 1897, 4, 725); FISCHER, Die Bedeutung der entwicklungsmechanischen Forschung für die Embryologie und Pathologie des Menschen (ROUX's Vortr. und Aufs. über Entwicklungsmechanik 1912, Nr. 16); NUSBAUM, Die entwicklungsmechanisch-metaplastischen Potenzen der tierischen Gewebe (ibid. 1912, Nr. 17); HERTWIG, O., Allgem. Biol., 6. u. 7. Aufl. 1923, 557, 582.

2) KÜSTER, Bemerk. üb. d. Anat. d. Eichen (Bot. Zentralbl. 1900, 83, 177); WEIDEL, a. a. O. 1911.

3) VÖCHTING, Untersuchungen z. exper. Anat. u. Path. des Pflanzenkörpers 1908, 234.

Welche von den einer Zelle zugänglichen Entwicklungsmöglichkeiten verwirklicht wird, an welchem Teil eines Organs oder Organismus bestimmte histogenetische Prozesse sich abspielen, in welcher Intensität und welcher Kombination mit anderen Prozessen der Zellen- und Gewebeausgestaltung sie sich abwickeln, — darüber entscheidet die Summe aller auf eine Zelle wirkenden äußeren und inneren Faktoren nach Maßgabe des jeweils in einer Zelle vorliegenden Grades ihres Reaktionsvermögens.

Über diese Fragen wird im nächsten Abschnitt zu sprechen sein.

Die Totipotenz der Pflanzenzellen wird uns gleichzeitig eine Mahnung sein, die Vorgänge der pathologischen Histogenese voreilig zu Schlüssen phylogenetischer Art zu benutzen, und aus dem Auftreten irgendwelcher anomaler Gewebe, irgendwelcher Heterotopien auf Atavismen und von solchen auf die natürliche Verwandtschaft irgendwelcher Gattungen und Familien zu schließen. Der Wunsch, neue Mittel zur Aufdeckung und Beurteilung phylogenetischer Beziehungen zu finden, hat zu manchen Spekulationen verleitet, bei deren Bewertung uns ein hohes Maß von Skepsis leiten soll.

Da sich bereits zahlreiche Autoren mit der Bedeutung der pathologischen Pflanzenanatomie für Fragen der stammesgeschichtlichen Forschung beschäftigt haben, wird ein ausführlicher Bericht über die von ihnen behandelten Probleme am Platze sein.

Ich beginne die Reihe der Beispiele mit einer der Zezidologie entnommenen Erscheinung.

Von der Ontogenese der Gallen der *Adelges abietis* war oben die Rede (s. p. 203 und Fig. 139): an der Basis der unter dem Einfluß der Infektion stehenden Fichtennadeln bilden sich kragenartige Wucherungen. Obwohl das Gallentier von diesen und überhaupt von den abnorm sich entwickelnden Nadeln weit entfernt ist — die Gallenmutter sitzt an der Basis der infizierten Sproßspitzen —, entwickelt sich nur eine bestimmte Zone zu der kragenartigen Neubildung; eben dieser Teil erfährt also ein anderes Entwicklungsschicksal als die anderen Teile der Nadel, und hierin haben wir das Auftreten einer „Mannigfaltigkeit“ zu sehen, die an den entsprechenden normalen Gebilden nicht zum Ausdruck kommt. Für die Beurteilung des Falles kommt uns der Vergleich der Wirtspflanze mit nahe verwandten Formen zu Hilfe: an den Fruchtzapfen der japanischen Schirmtanne (*Sciadopitys verticillata*) kommen durch seitliche Wucherung des Blattparenchyms zweiklappige Kapseln zustande, die mit den beschriebenen Gallenbildungen große Ähnlichkeit haben¹). Es wird nicht angehen, diese Übereinstimmung für eine zufällige zu erklären; vielmehr liegt es nahe, sie mit der natürlichen Verwandtschaft der beiden Bäume zu erklären.

Eine andere Deutung beanspruchen meines Erachtens die fiederspaltigen *Corylus*-Blätter (s. o.), die zygomorphen *Potentilla*-Blüten, die Verbänderung radiär-symmetrischer Sprosse usw. Es liegt kein Anlaß vor, hier eine Annäherung an verwandte Formen anzunehmen, bei welchen eben jene Mannigfaltigkeiten, die die genannten Anomalien von normalen Individuen der gleichen Spezies unterscheiden, normalerweise bereits sichtbar werden²);

1) Vgl. KRAŠAN & V. ETTINGSHAUSEN, Untersuchungen über Deformation im Pflanzenreiche (Denkschr. Akad. Wiss. Wien 1891, 53, 611).

2) KÜSTER, Über die Gallen der Pflanzen (Fortschr. d. naturwiss. Forschung 1913, 8, 727).

ebenso beurteile ich das Auftreten charakteristisch geformter Anhangsgebilde an den Gallen der *Cynips Hartigi* u. v. a.

Ähnliche phylogenetische Erwägungen wie durch die *Adelges*-Galle werden uns auch durch pathologisch-anatomische Befunde anderer Art, die nichts mit Gallenbildung zu tun haben, nahegelegt.

Von großem Interesse sind die Beobachtungen HILLS an *Tropaeolum peregrinum*¹⁾; nimmt man den Pflanzen die Blattspreiten oder Stücke von diesen, so entstehen auf Achse und Blattstielen ansehnlich große Haare; normalerweise aber ist *Tr. peregrinum* eine völlig kahle Spezies. Da nun andere Arten von *Tropaeolum* an ihren oberirdischen Teilen Haare entwickeln können, ist die Vermutung naheliegend, daß bei der abnormen Haarbildung auf den Organen des *Tr. peregrinum* sich vielleicht Befähigungen offenbaren, die die Pflanze im Verlauf ihrer phylogenetischen Entwicklung verloren hat, und die infolge eines experimentell herbeigeführten Rückschlages sich wieder äußern. Nachdem wir aber gerade in der Haarproduktion einen Bildungsvorgang kennen gelernt haben, der durch parasitäre Infektion an Objekten der verschiedensten Art hervorgerufen werden kann, werden wir mit phylogenetischen Schlußfolgerungen zurückhaltend sein.

METZGER²⁾ beschreibt die Veränderungen, welche longitudinaler Zug im Holzbau der Laubbaumäste hervorruft: während Nadelbäume unter gleichen Bedingungen reichlich druckfestes Holz bilden, produzieren die Laubbäume zugfeste Holzschichten. Der genannte Autor glaubt diesem Merkmal einen atavistischen Charakter beimessen zu dürfen, der vielleicht für die Ableitung der Laubbäume von lianenähnlichen, sehr zugfest gebauten Organismen spricht. Mit meinen Zweifeln an der Zulässigkeit solcher Folgerungen schließe ich mich JACCARD³⁾ an.

Nach Infektion durch *Isosoma graminicola* kehren nach GERTZ die Spaltöffnungen des *Triticum junceum* „zu einem in phylogenetischer Beziehung älteren“ Typus zurück⁴⁾.

Eine Reihe von Struktureigentümlichkeiten des Wundholzes hat JEFFREY⁵⁾ zu Schlüssen auf die natürliche Verwandtschaft der Koniferengattungen verwerten zu können geglaubt, z. B. die Markstrahltracheiden, die bei *Cunninghamia sinensis* nach Verwundung — in dem der Verwundung ausgesetzten Ringe und an der dem Trauma gegenüberliegenden Stelle — gebildet werden⁶⁾. *Cunninghamia* besitzt normalerweise keine

1) HILL, The production of hairs on the stem and petioles of *Tropaeolum peregrinum* L. (Ann. of bot. 1912, **26**, 589).

2) METZGER, K., Üb. d. Konstruktionsprinzip d. sekund. Holzkörpers (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1908, **6**, 249, 260).

3) JACCARD, P., Bois de tension et bois de compression dans les branches dorsiventr. des „feuillus“ (Rev. gén. de bot. 1917, **29**, 225, 237).

4) GERTZ, O., Studier over Klyföppningarnas morfol. etc. (Lunds Univers. Årsskrift N. F. Avd. II, 1917, **15**, No 7, 71).

5) Zusammenfassendes bei JEFFREY, E. CH., The anat. of woody plants, 2 edit., 1922, 46, 75, 329 u. a.

6) JEFFREY, Traumatic ray-tracheids in *Cunninghamia sinensis* (Ann. of bot. 1908, **22**, 593). Die Frage nach der Verwertbarkeit der nach Verwundung auftretenden Markstrahltracheiden zu phylogenetischen Spekulationen ist ferner von THOMPSON und HOLDEN behandelt worden (THOMPSON, Ray tracheids in *Abies*. Bot. Gaz. 1912, **53**, 331; Beobachtungen an verwundeten Achsen von *A. amabilis* und *A. concolor*; HOLDEN, R., Ray tracheids in Coniferales. Ibid. 1913, **55**, 56; Wirkung der Verwundung auf Taxodineen und Kupressineen). Ähnliche Spekulationen stellt BAILEY für ein Laubholz an (Reversionary characters of traumatic oak woods. Bot. Gaz. 1910, **50**, 374): die phylogenetisch älteren Formen der Eiche haben nur schmale, einreihige Markstrahlen,

Markstrahltracheiden, und JEFFREY glaubt aus ihrem pathologischen Auftreten auf den Grad der natürlichen Verwandtschaft zwischen der genannten Gattung und den normalerweise mit Markstrahltracheiden ausgestatteten Koniferen schließen zu dürfen.

Auch das Parenchymholz von verwundeten Exemplaren der *Tsuga canadensis* bewertet JEFFREY als recall of ancestral conditions, und das an Harzgängen reiche Wundholz mancher Abietineen und der *Sequoia*, die traumatischen Kanäle des fossilen *Brachyoxylon* werden phylogenetischen Spekulationen dienstbar gemacht¹⁾, desgleichen Auftreten und Ausbleiben der oben p. 372 behandelten SANIOSCHEN „Stäbe“²⁾.

Eine kritische Darstellung des JEFFREYSCHEN Standpunktes, deren ablehnender Haltung zuzustimmen ist, hat KRÄUSEL³⁾ gegeben. —

Weitere phylogenetische Spekulationen sind den Kryptogamen gewidmet worden.

GWYNNE-VAUGHAN⁴⁾ hat das abnorme Auftreten eines „mixed pith“ bei *Osmunda regalis*, d. h. eines Markes, in dessen Parenchym zahlreiche Tracheiden eingebettet liegen, zu phylogenetischen Schlüssen verwertet. —

Der in einem früher (p. 398) zitierten Satze PFEFFERS vorgeschlagene Vergleich der in einer Zelle schlummernden Potenzen mit einer reichen Klaviatur wird es verständlich machen helfen, daß gegenüber den phylogenetischen Rückschlüssen der pathologisch-anatomisch arbeitenden Forscher dieselbe Zurückhaltung am Platze sein wird, wie sie den Teratologen wiederholt empfohlen worden ist. —

Wir kehren hiernach zu Fragen der unmittelbaren Beobachtung und der Experimente zurück.

die jüngeren außer solchen auch breite; beim Wundholz wird nach BAILEY die phylogenetische Entwicklung gleichsam rekapituliert, indem zuerst schmale, später breite Markstrahlen entwickelt werden. Vgl. auch EAMES, On the origin of the broad ray in *Quercus* (Bot. Gaz. 1910, **49**, 161).

1) JEFFREY, a. a. O. 1922, 329.

2) JEFFREY, a. a. O. 1922, 323.

3) KRÄUSEL, R., Die Bedeutung d. Anat. lebender u. fossiler Hölzer f. d. Phylogenie d. Koniferen (Naturwiss. Wochenschr. 1917, **16**, 305).

4) GWYNNE-VAUGHAN, On a „mixed pith“ in an anomalous stem of *Osmunda regalis* (Ann. of bot. 1914, **28**, 351).

2. Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe.

Die Mannigfaltigkeit der Formen, mit welchem das Studium der Pflanzenpathologie bekannt macht, ist außerordentlich groß. Bei Vertretern derselben Spezies sehen wir die Blätter, die bei normaler Entwicklung zu umfänglichen, dünnen Gewebeplatten sich ausbilden, unter abnormen Verhältnissen bald in Form schmaler unscheinbarer Schüppchen auftreten, bald zu fleischigen Gewebepolstern anschwellen; statt einer großen Lamina und eines kurzen Stiels sehen wir eine winzige Spreite auf unmäßig verlängertem Stiel erscheinen, oder das Blatt bedeckt sich mit Anschwellungen der verschiedensten Art, oder es verwandelt sich in einen einzigen, riesigen Klumpen, den wir nur auf seine Stellung am Pflanzenkörper hin noch als „Blatt“ bezeichnen können u. dgl. m. Hand in Hand mit den makroskopisch wahrnehmbaren Unterschieden gehen Abweichungen in der anatomischen Struktur. Während normal entfaltete Blätter einer und derselben Spezies auf Quer- und Flächenschnitten immer dieselben Strukturverhältnisse erkennen lassen, zeigen die abnormen Exemplare die mannigfaltigsten Unterschiede untereinander — je nach der Art der Erkrankung. Besonders bei den Hyperplasien, die wir unter der Einwirkung fremder Organismen an Blättern und anderen Organen der Pflanzen entstehen sahen, ist das Repertorium der Strukturen unabsehbar reichhaltig. Wir staunen darüber, was für bunte, mannigfaltige Fähigkeiten zum Gestalten den Zellen zukommen, aus welchen die Blätter usw. bestehen: die Betrachtung ausschließlich normaler Formen und Strukturen konnte eine solche Mannigfaltigkeit nicht voraussehen lassen. Wir erkennen, daß für den Entwicklungsgang der Organanlagen wie der einzelnen Zellen gleichsam viele Wege offen stehen, und es drängt sich die Frage auf, was für Faktoren darüber entscheiden, welche von den zahlreichen Möglichkeiten schließlich verwirklicht wird. Wir werden uns fragen müssen, warum z. B. die Zellen, welche das Primordialblatt zusammensetzen, auf dem Wege der Teilung nicht diejenigen Derivate lieferten, die wir als normale Bausteine im „gesunden“ Blatte beieinander zu finden gewohnt sind — oder warum in anderen Fällen neben den normalen Zellen noch andere entstehen, die irgendwelche anomalen Charaktere erkennen lassen. —

Wie jegliches Geschehen, können wir uns auch die an Organismen wahrgenommenen Gestaltungsvorgänge nicht anders als kausal bedingt vorstellen — das gilt für die mannigfaltig wechselnden pathologischen Gestaltungsprozesse nicht minder als für die normalen, die bei der nämlichen Pflanzenspezies an entsprechenden Organen immer wieder zu den bekannten Strukturen führen. Jeder Gestaltungsvorgang ist bedingt durch

die spezifische Qualität des Plasmas und durch die Summe aller auf die Zellen wirkenden Faktoren. Jeder Einzelprozeß erfolgt naturnotwendig und ist der einzige mögliche unter den gerade herrschenden Bedingungen. Die unübersehbare Mannigfaltigkeit unter den abnormen Bildungen kann uns daran nicht irre machen: auch der Lokomotive ist bei ihrer Fahrt über ein reich verzweigtes Schienennetz immer nur ein Weg möglich, der durch die Summe aller wirksamen Faktoren — in diesem Fall durch die Stellung der Weichen — bestimmt wird.

Wenn wir beim Vergleich der normalen und abnormen Gewebeformen von „Hemmungsbildungen“ sprechen, von einer „Tendenz“ zu Differenzierungen, die über den normalen Grad und Modus der Gewebedifferenzierung „hinausgehen“ u. s. f., so sind das alles Ausdrücke, die selbstverständlich nur bildlich gemeint und ihrer Anschaulichkeit wegen schlecht zu entbehren sind. In dem festen Kausalgefüge, das der Entwicklungsgang eines Organismus darstellt, bleibt für besondere „Tendenzen“ der Zellen und Gewebe zu bestimmter Entwicklungsweise kein Raum; wo aber keine Tendenz vorliegt, können wir auch von einer „Hemmung“ nur bildlich sprechen. Für den Organismus, der nicht einen besonderen („normalen“) Entwicklungsmodus „anstrebt“, sondern als willenloser Naturkörper sich so gestaltet, wie es die Summe äußerer und innerer Faktoren unerläßlich macht, gibt es kein „Normal“ und „Abnorm“, keine „Tendenz“ und keine „Hemmung“. Wohl aber ist für uns die Einführung dieser und ähnlicher Termini eine Notwendigkeit oder zum mindesten eine wesentliche Erleichterung, da wir nicht anders Klarheit gewinnen und Verständigung erzielen können, als durch den Vergleich der mannigfaltigen Formen und Vorgänge untereinander und durch Aufstellung einer Norm, auf die wir alles beziehen können.

Vergleichend-histogenetische Betrachtungen führten uns am Schluß des vorangehenden Kapitels zu dem Ergebnis, daß aus allen Gewebe- und Zellenformen einer Pflanze alle anderen hervorgehen können, mit anderen Worten, daß in jeder Zelle die Fähigkeit schlummert, alles das zu leisten und zu liefern, was der betreffenden Pflanzenspezies eigentümlich ist. Eine Spezietät der Zellen fehlt also: ob eine Zelle dieses oder jenes Entwicklungsschicksal erfahren soll, wird entschieden von den Bedingungen, welche auf die Zelle einwirken. Es ist die Aufgabe der entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen, die auf die Gestaltung der pflanzlichen Zellen und Gewebe wirkenden Faktoren und ihre Wirkungsweisen zu ermitteln¹⁾. Ihr wichtigstes Forschungsmittel ist das Experiment, durch das es gelingt, die auf die Entwicklung der Zellen und Gewebe wirkenden Faktoren planmäßig zu variieren und Gestaltungsvorgänge hervorzurufen, die von den in der Natur gefundenen mehr oder minder auffällig sich unterscheiden. Die Bedeutung der pathologischen Pflanzenanatomie als des eigentlichen Schlüssels zur entwicklungsmechanischen Er-

1) Vgl. ROUX, Einleitung zum Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen 1894, 1, 1; Programm und Forschungsmethoden der Entwicklungsmechanik der Organismen (Leipzig 1897, auch Arch. f. Entw.-Mech., 5). Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft, Leipzig 1905; HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. 1896, 2; KÜSTER, Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie (Progr. rei bot. 1908, 2, 455).

forschung der Pflanzengewebe darzutun, gehört zu den Aufgaben der nachfolgenden Erörterungen. —

1. Reaktionsvermögen der Zellen.

An beliebigen Schnittpräparaten pathologischer Pflanzengewebe kann man sich leicht davon überzeugen, daß Zellen, auf welche die Außenwelt mit gleichen Reizen wirkt, und die unter gleichen äußeren Bedingungen auf jene Reize reagieren, ganz verschiedene Entwicklungsschicksale erfahren können: die Zellen, welche an einer Wundfläche nebeneinander liegen, wachsen teils zu mächtig proliferierenden Geweben heran, teils erfahren sie nur geringe Größenzunahme, teils bleiben sie — was ihre Größe und Form betrifft — durchaus unverändert. Der Grund für das unterschiedliche Verhalten der Zellen kann darin liegen, daß die in dem betrachteten Organ verwirklichten inneren Bedingungen die verschiedenen Zellen verschieden beeinflussen, oder daß die Zellen selbst durch verschiedene Reaktionsfähigkeit sich voneinander unterscheiden.

Wirkungen der ersten Art bedingen es, daß Grundgewebszellen, die in der Nähe von Leitbündeln liegen, sich anders verhalten und z. B. durch Reize verschiedener Art zu lebhafterer Teilungstätigkeit angeregt werden können als die in größerem Abstand von den Bündeln liegenden Zellen, oder daß solche, welche an eine im Gewebe enthaltene Lücke grenzen, anders reagieren als die von Nachbarzellen allseits umschlossenen Elemente.

Auch wenn korrelative Beeinflussungen ausgeschlossen und die Zellen gleichsam ganz auf sich selbst gestellt sind, sehen wir sie auf gleiche Reize verschieden reagieren. Wir konstatieren, daß die histologische Qualität der Zellen — ihre Ausstattung mit Zytoplasma oder mit Chromatophoren, die Beschaffenheit ihrer Wand usw. — entscheidenden Einfluß auf den Ausfall der an ihnen eintretenden Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsvorgänge hat, andererseits das Alter der Zelle ihre Reaktionsweisen weitgehend beeinflußt.

Alle Unterschiede, die die Zellen hinsichtlich ihres Reaktionsvermögens besitzen, sind offenbar darauf zurückzuführen, daß die für diese bestimmenden Qualitäten von Anfang an ungleich auf die bei den Teilungen entstehenden Tochterzellen verteilt werden, — oder daß das Reaktionsvermögen der Zellen sich im Laufe ihrer Entwicklung unter dem Einflusse irgendwelcher die Zellen beeinflussenden Agentien ändert.

Inäquale Zellteilungen. — Teilungen, welche Tochterzellen ungleicher Qualität entstehen lassen, gehen an jeder Scheitelzelle vor sich, in jedem Pollenkorn und in zahllosen anderen Fällen. Dabei handelt es sich keineswegs immer um Teilungen, deren Produkte bei mikroskopischer Untersuchung an sichtbaren Qualitäten bereits als ungleichartig erkannt werden können; vielmehr ist zu beachten, daß die Differenzen zunächst unsichtbar sein und in stofflichen Qualifikationen beruhen und oft erst spät aus dem Verhalten der Zellen im Verlauf der weiteren Ontogenese erschlossen werden können.

Wie die ungleiche Veranlagung der Tochterzellen in den Qualitäten der beiden Protoplasten dann begründet sein mag, wenn das Mikroskop keine Unterschiede wahrzunehmen gestattet, bleibt zunächst eine unbeantwortbare Frage. Die Möglichkeit, daß der inäqualen Teilung auch in diesen Fällen eine ungleiche Verteilung distinkter Körperchen voraus-

gehe, ist durchaus diskutabel — ich erinnere an die Entmischung, die JANSE im Zytoplasma verwundeter *Caulerpa*-Zellen eintreten und das „Meristemplasma“ von dem chloroplastenführenden Plasma scheiden sah¹⁾; es wäre vorstellbar, daß auf dem Wege der Entwicklung auch submikroskopische Anteile der Zellen sich lokal anhäufte und auf die Tochterzellen sich ungleich verteilten; doch kommen neben dieser noch viele andere Möglichkeiten mit gleichem Rechte in Betracht.

Inäquale Teilungen, die wegen der Wahrnehmbarkeit der die Tochterzellen unterscheidenden Merkmale den Anatomen interessieren, spielen in der pathologischen Pflanzenanatomie eine große Rolle: wir haben bereits gehört (s. o. p. 326 ff.), daß die Tochterzellen abnormerweise ungleich groß sein können, daß die Verteilung der Inhaltskörper anders ausfallen kann als unter normalen Umständen u. ähnl. m. Aufgabe der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie wird es sein, zu erforschen, unter welchen Umständen inäquale Teilungen entstehen, welchen Einfluß äußere und innere Bedingungen auf die Qualität der die Tochterzellen auszeichnenden Unterschiede haben, und welche Bedeutung die auf die eine oder andere Weise entstandenen Unterschiede auf die Reaktionsfähigkeit und hiermit auf das weitere — normale oder abnorme — Entwicklungsschicksal der Zellen haben.

Welche Faktoren lassen inäquale Zellteilungen der einen oder der anderen Art zustande kommen?

Die Teilung der Pollenkörner, bei der die Trennung der generativen Zelle von der vegetativen erfolgt, mag als Beispiel für inäquale Teilungen, für die ausschließlich innere, d. h. die in der Zelle selbst verwirklichten Bedingungen maßgebend sind, genannt sein. Wie wir uns die der inäqualen Teilung vorausgehende „Entmischung“ der den Zellen eigenen Qualitäten vorstellen sollen, bleibt völlig unklar.

In anderen Fällen beeinflussen Kräfte, die außerhalb der Zelle liegen, den Teilungsvorgang in der Weise, daß ungleiche Tochterzellen entstehen. Sind es Nachbarzellen oder überhaupt Teile des nämlichen Organismus, welche die sich teilende Zelle in der angeführten Weise beeinflussen, so sprechen wir von korrelativen Wirkungen.

Vermutlich spielen einseitig angreifende Reize bei der Vorbereitung inäqualer Teilungen eine große Rolle; doch ist recht wohl vorstellbar, daß auch diffus wirkende Agentien intrazelluläre Veränderungen herbeiführen, die ihrerseits inäquale Teilung veranlassen.

Wenn soeben — bildlich gesprochen — von einer Entmischung der Eigenschaften die Rede war, die den inäqualen Zellteilungen vorausgeht oder sie begleitet — auch dann, wenn die unter dem Mikroskop erkennbaren Teile des Zellinhalts auf beide Zellenhälften sich gleichmäßig verteilt zeigen —, so sollte damit vornehmlich der ungleichen Art Ausdruck gegeben werden, in der wir die bei inäqualen Teilungen entstandenen Tochterzellen auf gleiche Reize reagieren sehen. Alles, was wir über die Histogenese und die Entwicklungsmechanik der pflanzlichen Zellen und Gewebe wissen, berechtigt uns nämlich zu der Annahme, daß auch die Produkte inäqualer Teilungen alle möglichen Metamorphosen an sich und ihren durch Teilung entstandenen Abkömmlingen aufweisen

1) JANSE, Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, 42, 394).

können, und daß ihre Verschiedenartigkeit nur darin besteht, daß es verschiedener Reize — verschiedener Reizstärke oder verschiedener Reizqualität — bedarf, um sie zu quantitativ und qualitativ gleichartigen Reaktionen zu veranlassen. Die Gesamtheit aller Potenzen aber liegt auch in den nach inäqualen Teilungen entstandenen Zellen.

Die soeben geäußerten Sätze enthalten in der hier gewählten allgemeinen Fassung nicht das Resultat einer extensiven experimentellen Bearbeitung der einschlägigen entwicklungsmechanischen Fragen, sondern eine Hypothese — eine Arbeitshypothese, die zur Prüfung der verschiedensten normalen und abnormen vegetabilischen Zellen auf ihr Gestaltungs- und Differenzierungsvermögen anregen soll. Vor allem die Zellteilungen, bei welchen diejenigen Zellenorgane, die wir für die wichtigsten Bestandteile des Protoplasten zu halten alles Recht haben, sich ungleich auf die Tochterzellen verteilen, werden dieser Prüfung zu unterwerfen sein. Nachdem die Untersuchungen von KLEBS, GERASSIMOFF, WISSELINGH¹⁾ u. a. gezeigt haben, daß selbst kernlose Zellen lebensfähig, zur Bildung von Stärke und Zellulose befähigt sind, liegt kein Grund vor, an der Möglichkeit zu zweifeln, sie auch zu ergiebigem Wachstum, zu Querwandbildung und verschiedenartigen Gestaltungsprozessen zu bringen, d. h. durch richtig kombinierte Bedingungen diejenigen Agentien und Wirkungen zu ersetzen, die unter normalen Umständen der Zellkern selbst in der Zelle zustande kommen läßt. Selbst so unvollkommen ausgestattete Zellen, wie es die experimentell erzeugten kern- oder chromatophorenfreien sind, werden vielleicht — unter die richtigen Bedingungen gebracht — noch alle der betreffenden Spezies zukommenden Potenzen betätigen können.

Selbst eine inäquale Zellenteilung reicht bereits aus, um in einem Pflanzenorgan deutlich erkennbare Differenzen im Gewebeaufbau seiner Teile zu veranlassen, vorausgesetzt, daß beide Geschwisterzellen ihrerseits mehr oder minder zahlreiche äquale Teilungen erfahren, und aus ihnen Zellengruppen hervorgehen, die sich hinsichtlich ihrer Entwicklungs- und Gestaltungsfähigkeit und -tätigkeit in derselben Weise unterscheiden wie die Produkte jener kritischen Teilung, die wir als inäqual bezeichneten. Inäquale Teilungen setzen wir beim Entstehen vieler Formen der Panaschierung voraus: die Summe der Abkömmlinge einer abweichend veranlagten Zelle liefert um so ansehnlichere Gewebemassen, je früher vor dem Termin der endgültigen Fertigstellung des betreffenden Organes die inäquale Teilung erfolgt ist. Auf die Wirkungen inäqualer Teilungen ist ferner die Farbenverteilung auf den Blättern rot-marmorierter Exemplare von *Coleus hybridus* zurückzuführen, deren anthozyanreiche Epidermisfelder sich oft geradlinig und ebenso scharf begrenzt zeigen wie die blassen und grünen Areale der erwähnten Panaschierungen (vgl. z. B. Fig. 221, 222). Inäquale Zellteilungen sind wohl bei allen sektorialen Differenzierungen, die wir an irgendeinem Pflanzenorgan wahrnehmen²⁾, und

1) Literatur oben p. 326 ff.

2) Über sektoriale Variationen an vegetativen Sprossen, Blüten und Früchten und sektoriale vegetative Bastardaufspaltungen vgl. man z. B. DE VRIES, Mutations-theorie 1901, **1**, 496, 512, 513, 549; 1903, **2**, 675; über sektoriale Panaschierungen und ihre Beeinflussung durch äußere Bedingungen a. a. O., **1**, 606 ff. CRAMER, P. J. S., Kritische Übersicht d. bekannten Fälle v. Knospenvariationen. Haarlem 1907. — Aus der neueren Literatur vgl. z. B. HESSELMAN, Über sektorial geteilte Sprosse bei *Fagus sylvatica* f. *asplenifolia* usw. (Sv. bot. tidskr. 1911, **5**, 174). VUILLEMIN, P., La pelorie et les anomalies connexes d'origine gamogemmique (Ann. sc. nat. bot. sér. 9, 1912, **16**,

bei vielen anderen normalen und abnormen Differenzierungsvorgängen vorauszusetzen¹⁾.

* * *

Wir haben bisher die Zellen eines Organs oder einer Organanlage miteinander verglichen; weiterhin werden die Teile einer Zelle auf ihre Entwicklungs- und Gestaltungsveranlagung einer vergleichenden Prüfung zu unterziehen sein.

Polarität der Zelle. — Jede Teilung, welche in dem hier erörterten Sinne als inäqual bezeichnet werden darf, setzt Differenzierungen in der sich teilenden Zelle voraus, durch welche diese — wenigstens unmittelbar vor der Teilung — an entgegengesetzten Enden, d. h. diesseits und jenseits der Äquatorialplatte der Teilungsfigur, verschiedene Eigenschaften bekommt. Zellen dieser Art nennen wir polarisiert.

Morphologisch polarisiert darf jede Zelle, überhaupt jedes Gebilde genannt werden, das an gegenüberliegenden Teilen formale Verschiedenheit aufweist. Wichtig für die Fragen der entwicklungsmechanischen Anatomie ist vor allem die Erscheinung der physiologischen Polarisierung der Zellen, d. h. die Eigenschaft, durch welche sie befähigt werden, an den einander gegenüberliegenden Teilen oder an ihren beiden Polen benachbarte Elemente in verschiedenem Sinne zu beeinflussen und selber an ihren Polen auf gleiche Reize ungleich zu reagieren; diese Fähigkeit wird auch an Zellen zu erwarten sein, die in ihrer Morphe nichts von Polarität dem unbewaffneten oder bewaffneten Auge zu erkennen geben.

Polarisiert in diesem Sinne sind keineswegs nur Zellen, die zu einer inäqualen Teilung sich anschicken, sondern auch solche, die bei der nächsten Teilung äquale Tochterzellen liefern werden oder überhaupt keine Teilung mehr vor sich haben.

Polarität wird vorgetäuscht dadurch, daß die einander gegenüberliegenden Teile einer Zelle ungleich reagieren, nachdem sie von ungleichartigen Reizen getroffen worden sind.

Eine Methode, die physiologische Polarität der Zellen anschaulich zu demonstrieren, hat MIEHE gefunden²⁾: er plasmolysierte die Zellen einer marinen *Cladophora*-Spezies und fand, daß nach Zerstörung der die Zellen verbindenden plasmatischen Kontinuität und nach Verbringung des Materials in Lösungen von geeigneter Konzentration die Zellen zu langen Fäden auswachsen — und zwar derart, daß stets nur die basalen Pole der Zellen rhizoidartige Gebilde liefern (Fig. 253). Die Polarität gibt sich darin kund, daß apikaler und basaler Pol auf gleiche äußere Reize ungleich reagieren.

187); CAVARA, Chimere settoriali negli agrumi (Bull. soc. bot. ital. 1912, 11); MURBECK, Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte (Lunds Univ. Årsskr. 1914, N. F. II, 9, Nr. 3); WITTMACK in Ber. d. D. bot. Ges. 1914, 31 [38]. KÜSTER, Über sektoriale Panaschierung u. a. Formen d. sektorialen Differenzierung (Monatsh. f. naturwiss. Unters. 1919, 12, 37).

1) Zoologischerseits hat BOVERI auf die Bedeutung inäqualer Zellteilungen für das Zustandekommen abnormer Gewebe hingewiesen und sie mit der Entstehung maligner Neubildungen vermutungsweise in Zusammenhang gebracht (Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. Jena 1914). BOVERI nimmt an, daß die maßgebenden Unterschiede der inäqualen Geschwisterzellen im Chromatinbesitz der Zellen begründet sind. Von dem Einfluß des Chromatingehaltes auf die Größe und Qualität der Pflanzenzellen wird später zu sprechen sein.

2) MIEHE, Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, 23, 257).

Die Potenzen, die hier und in ähnlichen Fällen beiden Hälften der Protoplasten — namentlich auch den Anteilen der von den Bewegungen des Zytoplasmas ausgeschlossenen Hautschicht — zukommen, sind zweifellos die gleichen, d. h. beide Pole sind imstande, das zu liefern, was wir bei MIEHES Versuch nur an einem der beiden entstehen

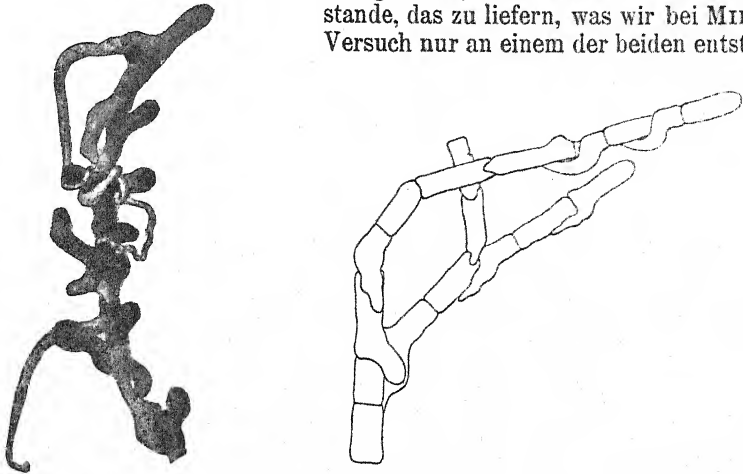


Fig. 253.

Polarität der Zellen. Plasmolysierte Zellen von *Cladophora* wachsen nur an den basalen Polen zu rhizoidartigen Fäden aus; verschiedene Stadien der Entwicklung. Nach MIEHE.

sahen, und es ist nur eine Frage der auf die Zelle wirkenden Bedingungen, ob und wie sich die beiden Pole mit Wachstum betätigen. Polarität spricht sich also — um es mit anderen Worten zu wiederholen — nicht darin

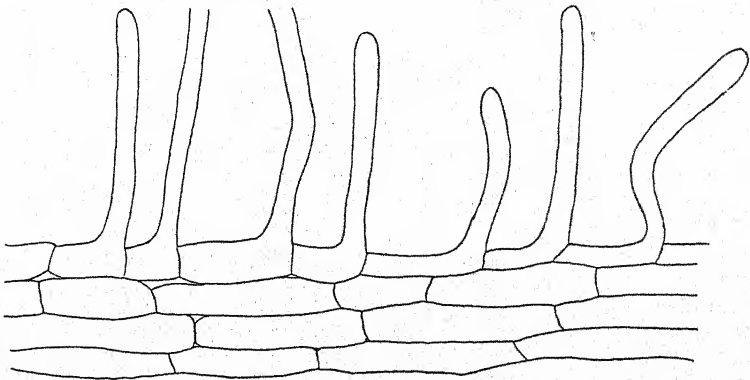


Fig. 254.

Polarität der Zellen. Epidermiszellen von *Tilia platyphyllos* nach Infektion durch *Eriophyes tiliae*.

aus, daß die Entwicklungsmöglichkeiten, die den verschiedenen Teilen einer Zelle zukommen, ungleich sind, sondern darin, daß unter gleichen Umständen die Pole einer Zelle auf gleiche Reize ungleich reagieren — ungleich schnell oder qualitativ ungleich.

Ebenso liegen die Verhältnisse offenbar auch bei den höheren Pflanzen. Fig. 254 zeigt den Querschnitt durch einen sehr lockeren Trichomrasen, den *Eriophyes tiliae* auf einem Lindenblatt erzeugt hat: alle Epidermiszellen sind zu zylindrischen Schläuchen ausgewachsen — es handelt sich um relativ langgestreckte Zellen aus dem über einem schwachen Gefäßbündel liegenden Epidermisstreifen — und haben dabei stets an gleichen Polen die Haare entstehen lassen.

Polarität nimmt VÖCHTING namentlich auf Grund seiner Beobachtungen über Regeneration und seiner Transplantationsversuche für die Zellen der höheren Pflanzen an¹⁾ (s. o. p. 357). Diesen kommt nach ihm nicht nur eine Sproßwurzepolarität zu, die in verschiedener Qualifikation des oberen und unteren Teiles der Zellen sich kundtut, sondern unter Umständen noch eine Markrindenpolarität, welche die nach außen und nach innen gerichteten Teile der Zelle verschieden veranlagt macht. Ob die Bedeutung, die VÖCHTING der Polarität der Zellen für das Zustandekommen abnormer Gewebebildungen beigemessen hat, ihr wirklich zukommt, wird später noch zu erörtern sein.

Durch was für chemische oder physikalische Differenzen die verschiedenartige Qualifikation der beiden Zellenpole bedingt sein mag, ist völlig unklar²⁾. Es liegt nahe, die ungleichmäßige Verteilung der in den Zellen liegenden Inhaltsbestandteile dafür verantwortlich zu machen.

HABERLANDT hat die Lehre verfochten, daß der Zellkern durch seine Lage in der Zelle lokalisierend auf Prozesse der Membranverdickung und des Zellenwachstums wirke: lokale Wandverdickungen bilden sich dort, wo der Zellkern liegt; Haarbildung und andere Erscheinungen lokalen Membranflächenwachstums stehen nach HABERLANDT ebenfalls in unmittelbarer kausaler, örtlicher Beziehung zum Zellkern³⁾. Gegen diese Lehre läßt sich viel einwenden⁴⁾: sicher ist, daß sie in der von HABERLANDT gegebenen allgemeinen Fassung nicht zutreffend ist, und daß in sehr

1) VÖCHTING, Über Transplantation am Pflanzenkörper 1892, 151 ff.; Untersuchungen zur experimentellen Anat. und Pathol. des Pflanzenkörpers 1908, 133 ff. Weitere Beiträge zur Lehre von der Polarität der Pflanzenzelle bei JANSE, J. M., La polarité des cellules cambiales (Ann. jard. bot. Buitenzorg, 1921, **31**, 167).

2) Auch LUNDEGÅRDHS Hypothese (Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von *Coleus hybridus*. Arch. f. Entwicklungsmechanik 1914, **37**, 509) hilft nicht weiter.

3) HABERLANDT, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen 1887.

4) KÜSTER, Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung (Flora 1907, **97**, 1); vgl. auch NĚMEC, Problem der Befruchtungsvorgänge 1910, 140. WINDEL, E., Über d. Beziehungen zw. Funktion und Lage d. Zellkerns in wachsenden Haaren (Beitr. z. allg. Bot. 1916, **1**, 45); HABERLANDT, Physiolog. Pflanzenanat., 6. Aufl., 1924, 63. Die Lage des Zellkerns durch Zentrifugenbehandlung oder auf anderem Wege willkürlich zu ändern und hierdurch eine bestimmte Stelle der Zelle legte Zellmembran zu gesteigertem Wachstum anzuregen, ist bisher nicht gelungen, vielleicht auch nicht versucht worden. Ich erwähne hier eine von V. WISSELINGH beschriebene Wachstumsanomalie: Zweikernige Zellen sah v. WISSELINGH Sanduhrform annehmen (Zehnter Beitr. z. Kenntn. d. Paryokinese, Beih. z. Betan. Zentralbl. Abt. I, 1921, **38**, 171, Tab. V, Fig. 32); es liegt nahe zu vermuten, daß die Zellkerne lokale Erweiterungen der Zelle veranlassen, doch spricht gegen solche Vermutung das Verhalten zahlreicher anderen mehrkerniger *Spirogyra*-Zellen. Auf der HABERLANDT'schen Lehre fußend, hat GERASSIMOFF versucht, das abnorme Wachstum, das *Spirogyra*-Zellen nach Einwirkung anästhetischer Mittel tonnenförmig anschwellen läßt, und das in der Mitte der Zelle am stärksten sich betätigt, auf die Wirkung des zentral gelegenen Zellkerns zurückzuführen (s. o. p. 311). Diese Deutung hat nichts für sich.

vielen Fällen der Zellkern auch dann mit den Vorgängen lokaler Membranproduktion keine unmittelbaren, durch seine Lage bedingten Beziehungen unterhält, wenn er regelmäßig in der Nähe derjenigen Stellen gefunden wird, an welchen die Membranbildung vor sich geht. Andererseits ist zuzugeben, daß durch die Lagerung distinkter Teile das differente Verhalten verschiedener Abschnitte der Zelle sehr wohl verständlich werden könnte, und auch viele Erscheinungen der Polarität letzten Endes auf sie zurückführbar sein dürften.

* * *

Reaktionsvermögen der Zellen verschiedener Gewebe. — Daß die Zellen der Epidermis, des Grundgewebes, der Leitbündel usw. auf gleichartige Reize quantitativ und qualitativ verschieden reagieren, ist bei Besprechung der Intumeszenzen, des Kallusgewebes, des Wundkorks und der Gallen und bei anderen Gelegenheiten im speziellen und allgemeinen Teile hervorzuheben gewesen. Die Unterschiede sind quantitativer Natur, indem Zellen einer Art stärker wachsen oder sich lebhafter teilen als die einer anderen, — und qualitativer Natur, indem nur bestimmte Zellen durch irgendwelche Reize zum Wachstum angeregt werden, und andere unter dem Einfluß derselben Reize untätig bleiben, oder indem die Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit verschiedener Zellen in verschiedenen Bahnen sich bewegen. Sehr aufschlußreich für die entwicklungsmechanische Betrachtung sind die Gallen: von den Erineumgallen der Linde u. a. war bereits die Rede; Fig. 153 zeigt, daß Epidermis- und Grundgewebszellen auf die von den Gallentieren ausgehenden Reize verschiedenartig reagieren. Weiterhin sind diejenigen Gallen von Interesse, die an verschiedenartigen Stellen des Pflanzenkörpers entstehen und die ungleiche Reaktionsfähigkeit verschiedener Gewebe auf den Gallenreiz erkennbar werden lassen; „verirrte“ Gallen, d. h. solche, die ausnahmsweise einmal an anderen Stellen gefunden werden als gewöhnlich¹⁾, verdienen daher besonders die Beachtung des kausal arbeitenden Forschers. Wie weit die Unterschiede in den Gestaltungsvorgängen gehen können, zeigt Fig. 141 c, d; die Gestalt der von *Eriophyes similis* erzeugten Gallen ist bei *Prunus domestica* ganz verschieden je nach dem Infektionsort: siedeln sich die Parasiten auf der Oberseite an, so entstehen Beutelgallen mit kräftig entwickeltem Mündungswall und relativ dünner Wand; sitzen sie auf der Unterseite, so kommt es zur Bildung apothezienartiger Schüsseln von beträchtlicher Dicke.

Die verschiedenen Organe einer Pflanze sind sich hinsichtlich ihrer Fähigkeit zur Produktion abnormer Gewebe sehr viel ähnlicher als die verschiedenen Gewebe des nämlichen Organs: Wundgewebe und Gallen belehren uns hierüber übereinstimmend.

* * *

Wandlungen im Reaktionsvermögen der Zelle. — Über das Reaktionsvermögen einer Zelle entscheiden nicht nur der Vorgang der Zellenteilung, bei dem sie als Individualität entsteht, und die Mitgift von Qualitäten, die ihr bei diesem Prozeß zufällt, sondern auch ihr weiteres Leben und Schicksal.

1) Vgl. KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 315.

Wir haben bei unseren histogenetischen Betrachtungen wiederholt hervorgehoben, daß alte und junge Organe, Gewebe und Zellen vielen Reizen gegenüber sich verschieden verhalten, und daß die jüngeren Anteile die plastischeren zu sein pflegen, d. h. mit lebhafteren, ergiebigeren und mannigfaltigeren Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsprozessen reagieren; ich erinnere an die Regenerationsleistungen der Meristeme oder an den THOMASSchen „Fundamentalsatz“ der Zeidogenese. KREH¹⁾ fand, daß jugendliche Rhizoiden von Lebermoosen noch regenerationsfähig sind, d. h. unter geeigneten Umständen neue Zellen und Individuen aus sich hervorgehen lassen; alte Rhizoiden können es meist nicht mehr. Vielleicht sind diese und ähnliche negative Angaben der Korrektur bedürftig; vielleicht sind auch alle alten Rhizoiden, sofern sie nur überhaupt noch lebendigen Inhalt enthalten, durch geeignete Ernährung in einen Zustand zu bringen, in den sie die für junge Rhizoiden bekannte Regenerationsfähigkeit wieder erkennen lassen. Wie dem auch sei, mit dem Altern der Zelle spielen sich Veränderungen in ihr ab — derart, daß zum mindesten auf diejenigen Reize, die die junge Zelle noch zu bestimmten Leistungen anregten, die alte nicht mehr in gleicher Weise zu reagieren vermag. Künftige Untersuchungen werden lehren, inwieweit diese Veränderungen der Zelle und ihres lebenden Inhalts reversibel sind, und ob und in welchen Fällen bestimmte Ernährungsbedingungen eine Verjüngung der Zelle herbeiführen, d. h. ihr diejenigen Eigenschaften wiedergeben können, die sie in ihrer Jugend hatte.

Die Rhizoiden sind Zellen, welche sich durch starkes Wachstum verausgaben und früher als andere Zellenformen eines „physiologischen“ Todes sterben. Es ist sehr wahrscheinlich, daß das intensive Wachstum mit den Veränderungen im Reaktionsvermögen der Zelle ursächlich zusammenhängt, und daß nicht die Alterszunahme an sich es ist, welche die Reaktionsfähigkeit der Zelle so rapid sich ändern läßt. Deutlicher Niedergang in der Reaktionsfähigkeit ist aber auch für Zellen erwiesen, welchen das die Rhizoiden kennzeichnende starke Streckungswachstum abgeht. Höchst wahrscheinlich „altern“ alle Zellen in gleicher oder ähnlicher Weise, — ein Prozeß, der aber im allgemeinen aufgehalten werden kann: die Entstehung von Folgemeristemen — normalen wie abnormen — lehrt uns, daß durch die im Pflanzenkörper selbst verwirklichten Bedingungen ebenso wie durch Anstöße, die von der Außenwelt kommen, alte Zellen wieder jugendlich und teilungsfähig werden und reaktionsfähige Abkömmlinge liefern können. Ebenso wie manche Degenerationserscheinungen sind also auch die Erscheinungen des Alterns für viele Fälle bereits als reversibel erkannt.

Die Geschwindigkeit, mit welcher der Vorgang des Alterns sich abspielt, wird — wie an den Rhizoiden zu erläutern war — offenbar durch starkes Streckungswachstum beträchtlich erhöht; unzweifelhaft werden auch Faktoren, die auf die Gestaltungstätigkeit der Zelle keinen Einfluß haben, in gleichem Sinne die Reaktionsfähigkeit der Zelle verändern können.

2. Reizursachen und Reizreaktionen.

Jede Reaktion setzt Reaktionsfähigkeit voraus: diese ist, wie wir gesehen haben, bei Zellen verschiedener Gewebe verschieden; sie bleibt auch

1) KREH, Die Regeneration der Lebermoose (Nova acta Leop.-Carol. Akad. 1909, 90, Nr. 4).

bei der nämlichen Zelle keineswegs dieselbe, sondern verändert sich schon ohne Zutun der Außenwelt beim Altern der Zelle. Jede Reaktion setzt ferner aber auch Umstände voraus, welche der Reaktionsfähigkeit der Zellen aktiv zu werden gestatten.

Roux unterscheidet zwischen Realisations- und Determinationsfaktoren: die Determinationsfaktoren sind diejenigen, welche die Determination eines Geschehens bewirken, — die Realisationsfaktoren führen zur faktischen Ausführung des Determinierten, indem sie — „Unterhaltungs- oder Betriebsfaktoren“ — die nötige Energie den Organismen oder ihren Teilen zuführen und den Zellen die Reaktionsfähigkeit erhalten — oder als „Auslösungsfaktoren“ das determinierte Geschehen herbeiführen²⁾. „Die Determinationsfaktoren sind für jedes Lebewesen einer anderen Spezies, Klasse usw. entsprechend anders an Eigenschaft oder in der Konfiguration. Die Realisationsfaktoren dagegen sind bei vielen verschiedenen Lebewesen bzw. deren Organen dieselben: z. B. Wärme, Sauerstoff und sonstige Nahrung (Licht bei Pflanzen)“ (Roux).

Bei den Pflanzen liegen zwar hinsichtlich der Realisations- und Determinationsfaktoren die Dinge wesentlich anders als bei den Tieren. Gleichwohl ist die Scheidung zwischen diesen und jenen auch den pflanzlichen Objekten gegenüber notwendig und für die kausale Analyse ihrer Entwicklung fruchtbar.

Jedes Wachstum setzt Turgordruck voraus — der Turgordruck macht die Zellen erst fähig, auf Reize irgendwelcher Art mit Wachstumsreaktionen zu antworten. Ebenso ist Sauerstoff eine unentbehrliche Voraussetzung für die Wachstumsvorgänge. Diejenigen Realisationsfaktoren, die Roux als Betriebsfaktoren bezeichnet, weil sie die zu irgendwelchem Geschehen notwendige Energie liefern, sind bis zu einem gewissen Grade durcheinander ersetzbar. Die Sporen der Farne keimen, auf Nährlösung gestreut, meist sehr bald — vorausgesetzt, daß sie belichtet werden, d. h. sie reagieren durch Wachstum auf den Reiz, den die Wasser- und Nährstoffaufnahme mit sich bringt —, nachdem das Licht die Zellen reaktionsfähig gemacht hat. Wie sich gezeigt hat, läßt sich die Reaktionsfähigkeit der Zellen auch durch Erhöhung der Temperatur herbeiführen³⁾. Das gleiche Lichtbedürfnis kommt den Sporen der Moose zu: bei ihnen kann die Reaktionsfähigkeit den Zellen auch durch Zuführung von Zucker gegeben werden⁴⁾. Vermutlich ist hier und in vielen anderen Fällen beim Zustandekommen der Reaktionsfähigkeit Zufuhr von Energie die Hauptsache, auf die dann bei der Reizreaktion Energieverbrauch folgt. Dabei ist zu beachten, daß die von außen zugeführte Energie nicht in jeder Form für die Zellen verwertbar und nicht immer in potentielle Energie überführbar ist.

Zu trennen von der akzidentellen Reaktionsunfähigkeit, die in einem vorübergehenden Mangel an potentieller Energie ihre Erklärung findet, ist die spezifische Reaktionsunfähigkeit, die auch den mit potentieller Energie geladenen Zellen bestimmten Reizen gegenüber eigen bleibt. Während bestimmte Faktoren an Zellen bestimmter Art Reaktionen aus-

1) KÜSTER, Botan. Betracht. üb. Alter u. Tod 1923.

2) Vgl. ROUX, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881; Terminologie der Entwicklungsmechanik 1912.

3) FOREST HEALD, Gametophytic regeneration. Leipzig 1897.

4) Weitere Beispiele über den „vorbereitenden“ Einfluß des Lichtes und anderer Faktoren bei KLEBS, Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen 1896.

lösen, bleiben sie bei Zellen anderer Art wirkungslos: die Zellen reagieren nicht auf Reize jener Art. Wie so vieles andere, werden wir auch spezifische Reaktionsfähigkeit und Reaktionsunfähigkeit uns nicht anders erklären können als durch Annahme einer spezifischen Veranlagung der Zellen, die in den Strukturverhältnissen, den chemischen Eigentümlichkeiten, den Spannungs- und Bewegungserscheinungen des Plasmas, den Kohäsions- und Adhäsionswirkungen seiner kleinsten Teile begründet ist. —

Determinierende Faktoren sind diejenigen, welche die Art des Geschehens bestimmen. Liegen die Faktoren, welche die Differenzierung irgendeines Gebildes bestimmen, in ihm selbst, so sprechen wir mit Roux von Selbstdifferenzierung; kommen die maßgebenden Faktoren von der Außenwelt, so liegt abhängige Differenzierung vor¹⁾. Diese Unterscheidung ist für die auf kausale Erforschung der normalen oder abnormen Ontogenese gewandte Forschung von großer praktischer Bedeutung; einen grundsätzlichen Unterschied darf man andererseits selbst zwischen abhängiger und Selbstdifferenzierung nicht vermuten. Für jede Zelle ist jede ihrer Nachbarinnen, für jedes Organ des Organismus jeder andere Teil des letzteren „Außenwelt“: wirken die Teile eines Organes aufeinander, indem sie ihre Differenzierung gegenseitig beeinflussen, so liegt für das Organ Selbstdifferenzierung, für jeden seiner Teile abhängige Differenzierung vor, — und dieselben Betrachtungen sind den Zellen und ihren Teilen gegenüber angebracht. Somit hat die Erforschung der Selbstdifferenzierungsvorgänge dieselben oder doch ähnliche Fragen zu beantworten wie die der abhängigen Differenzierung: wir werden dann, wenn die determinierenden Faktoren in einem Organ oder in einer Zelle liegen, zu ermitteln trachten, welcher Art die gestaltend wirkenden Einflüsse sind, die die Teile eines Organs oder einer Zelle aufeinander haben.

* . . . *

Wir wenden uns zur Erörterung der an den Zellen beobachteten Effekte. Kräfte der verschiedensten Art verändern die Zellen und Gewebe in der mannigfaltigsten Weise: mechanischer Druck und Zug wirken auf sie modellierend, Wasserverlust durch Verdunstung verringert das Volumen der Zelle, erhöht die Konzentration der in ihr enthaltenen wässerigen Lösungen und ihren osmotischen Druck usw. Neben Veränderungen und Wirkungsweisen dieser und ähnlicher Art kommen noch andere, ungleich wichtigere in Frage — Wirkungen, die nicht in einer Umwertung der zugeführten Energiemengen ohne weiteres eine ausreichende Erklärung finden. Während bei den obengenannten Energiewechselvorgängen bei Ursache und Wirkung gleiche Energiemengen im Spiele sind, charakterisiert andere Fälle gerade die Disproportionalität zwischen der beim Reiz zugeführten Energiemenge und der beim Effekt seitens der Zelle verausgabten, indem die von der Zelle verausgabte Energiemenge größer ist als die ihr zugeführte. Wirkungen der erstgenannten Art nennen wir Kraftwirkungen (Roux's Massenkorrelationen), — solche der zweiten Art heißen Reizwirkungen: Wirkungen beiderlei Art kann die zugeführte Energie auf den Organismus ausüben. Während der Kraft-

1) Roux, a. a. O. 1881.

effekt von dem energetischen Zustand der Zellen unabhängig ist, vermag kein Reizeffekt zustande zu kommen ohne eine hinreichende verfügbare Menge potentieller Energie, die beim Reizvorgang seitens der Zelle in aktuelle umgesetzt werden kann. Jeder Reizeffekt ist somit in erster Linie abhängig von dem energetischen Zustand der Zelle und läßt sich in diesem Sinne als eine Leistung der Zelle selbst betrachten.

Wenn auch der grundsätzliche Unterschied zwischen Kraft- und Reizwirkungen ohne weiteres einleuchtet, wird sich in der Praxis bei Beurteilung der einzelnen Vorgänge nicht immer entscheiden lassen, mit welcher Klasse von Wirkungen wir es im einzelnen zu tun haben. Wenn beispielsweise eine Zelle unter dem Einfluß irgendwelcher Faktoren sich teilt, werden wir nicht ermitteln können, ob die zugeführte Energiemenge der beim genannten Vorgang verausgabten gleich ist oder nicht — Schwierigkeiten dieser Art begegnen uns auch bei Beurteilung fast aller übrigen Wachstums- und Gestaltungsvorgänge. Da es sich bei unseren Betrachtungen ausschließlich um Wachstums- und Gestaltungsprozesse handelt, wird es sich daher empfehlen, uns beim Gebrauch des Wortes „Reizwirkungen“ von Erwägungen über Energie und Energieverbrauch unabhängig zu machen und mit HERBST¹⁾ in allen denjenigen Fällen, in welchen irgendeine Ursache „an einem lebenden Organismus eine Folgeerscheinung ins Leben ruft“, „wegen des unerwarteten Charakters, welchen diese Folgeerscheinungen stets an sich tragen“, von Reizwirkungen zu sprechen. Von Kraftwirkungen werden wir hiernach nur dann sprechen dürfen, wenn die am Organismus beobachteten Effekte uns energetisch verständlich sind, auf Proportionalität der Energiemengen schließen lassen und insofern nichts „Unerwartetes“ mehr für uns haben. In fast allen Fällen, die uns beschäftigen werden, liegen nach der soeben gegebenen Begriffsbestimmung Reizwirkungen vor: alle Wachstums- und Differenzierungsprozesse sind Reizreaktionen der lebendigen Organismen.

Diese Unterscheidung kann freilich nur provisorische Geltung für sich in Anspruch nehmen; denn es darf erwartet werden, daß manche derjenigen Reaktionen, die bei dem unvollkommenen Stand unserer Einsicht in die Entwicklungsmechanik der Gewebe zurzeit noch „überraschenden“ Charakter für uns haben, später physikalisch ebenso restlos verständlich sein werden wie die vorhin als Kraftwirkungen bezeichneten Effekte; sie werden, wenn sich alsdann herausstellt, daß zugeführte und verausgabte Energie sich bei ihr gleich bleiben, aus der Reihe der Reizreaktionen ausscheiden.

* * *

Nach Erörterung einiger allgemeinen Begriffe wenden wir uns dem Arbeitsmaterial der pathologischen Pflanzenanatomie zu.

Beim Studium der abnormen Pflanzengewebe ist der experimentell arbeitende Forscher insofern in einer günstigen Lage, als es schon jetzt möglich ist, die meisten von ihnen künstlich und willkürlich zu erzeugen. Wir wollen uns aber nicht darüber täuschen, daß wir sehr wohl experimentell bestimmte Vorgänge veranlassen können, ohne Kenntnis von den eigentlich wirksamen Faktoren zu haben; ja selbst dann, wenn wir bestimmte

1) HERBST, Über Bedeutung der Reizphysiologie II (Biol. Zentralbl. 1895, 15, 721).

Faktoren als beteiligt am Zustandekommen irgendwelcher Prozesse erkannt haben, ist es oft noch überaus schwierig, die spezifische Wirkung eines einzelnen dieser Faktoren zu ermitteln und von den Wirkungen anderer beteiligter Faktoren zu trennen.

Ein gutes Beispiel hierfür geben die Kallusgewebe ab; sie entstehen bekanntlich „nach Verwundung“; über die wirksamen Faktoren ist aber damit noch nicht das geringste ausgesagt. Offenbar werden bei der Verwundung bestimmte Zellen und Gewebe von dem Druck ihrer turgeszenten Nachbarschaft befreit; Zug- und Druckverhältnisse ändern sich also bei der Verwundung. Handelt es sich um Pflanzen und Pflanzenorgane, die nicht vom Wasser bedeckt sind, so wird nach Verwundung der bloßgelegte Teil der Pflanze zweifellos durch Transpiration mehr Wasser verlieren als vor der Verwundung, der osmotische Druck in den bloßgelegten Zellen und Geweben wird sich ändern, der diosmotische Stoffaustausch von Zelle zu Zelle beeinflußt werden. Weiterhin werden auf die Zellen am Wundrande die Plasmatrümmer und die Zersetzungsprodukte der zerstörten, abgestorbenen Nachbarelemente chemische Wirkungen, und auch die Berührung mit dem fremden Medium — Luft, Wasser — wird neue chemische Einflüsse auf die bloßgelegten Zellen ausüben, während andererseits die chemischen Wirkungen, welche die zerstörten oder beseitigten lebenden Zellen ausübten, nach der Verwundung fortfallen. — Von den früheren Darlegungen her ist in Erinnerung und im vorliegenden Kapitel wird ausführlich darzutun sein, daß jeder der hier genannten Faktoren auf die Gewebebildung der Pflanzen von Einfluß sein kann; es scheint also sehr wohl möglich, daß sie auch bei der Bildung der Kallusgewebe von Bedeutung sind. Unsere jetzigen Methoden gestatten uns noch nicht, die Trennung der verschiedenen Faktoren im Experiment immer befriedigend durchzuführen. Zurzeit wissen wir nicht, welche Bedeutung den oben aufgezählten Faktoren bei der Bildung des Kallus zukommt, und ob vielleicht die wesentlichen noch ungenannt geblieben sind.

Zu weiteren analytischen Betrachtungen gibt ein Vergleich verschiedener pathologischer Gewebeformen untereinander, etwa der Wundgewebe mit den früher beschriebenen kataplasmatischen Gallen Veranlassung, die hinsichtlich der histologischen Zusammensetzung im wesentlichen, oft sogar in allen Einzelheiten mit den Wundgeweben (Kallus, Wundholz) übereinstimmen. Dabei sind die Eingriffe, die von den gallenerzeugenden Organismen ausgehen, und die Bedingungen, unter die das Gewebe der Wirtspflanze durch jene Eingriffe gerät, nicht ohne weiteres mit denjenigen gleichzusetzen, die bei gröblichen Verwundungen und Verstümmelungen des Pflanzenkörpers die Bildung von Wundgewebe zur Folge haben. Wenn beispielsweise ein Pilz ein Pflanzenorgan durchwuchert und es zur Bildung abnormer Gewebe anregt, die in allen Stücken mit den nach Verwundung entstehenden übereinstimmen, so kann die Veranlassung zu ihrer Bildung schwerlich durch veränderte Transpirationsverhältnisse maßgebend bedingt sein; von einer chemischen Wirkung toten Plasmas kann ebenfalls in vielen Fällen keine Rede sein, und daß Veränderungen in den mechanischen Druckwirkungen stattfänden und zur Bildung abnormer Gewebe anregten, ist zumal bei denjenigen Gallen, die durch oberflächlich wohnende Parasiten erzeugt werden, gewiß nicht wahrscheinlich. Auch die Berührung innerer Gewebeschichten mit der atmosphärischen

Luft kommt bei Entstehung derartiger Zoo- und Phytozezidien als mitwirkender Faktor nicht in Betracht.

Es ergibt sich hiernach die Frage, ob Faktoren verschiedener Art zur Bildung gleichartiger Gewebe anregen können, oder ob vielleicht bei Verwundung und Infektion bestimmte Faktoren gleichermaßen zur Wirkung kommen.

Zur näheren Erläuterung des Gesagten sei auf einige besonders einfache Gestaltungsprozesse verwiesen.

Ich erinnere an die Beobachtungen von KLEBS, nach welchen es durch Eingriffe verschiedenster Art gelingt, *Vaucheria*-Schläuche zur Zoosporenbildung anzuregen. Weiterhin verweise ich auf die früher geschilderten Deformationen an Pilzhypen u. dgl.: abnorme Wachstumsprozesse treten an ihnen ein, wenn die Konzentration des umgebenden Mediums wechselt, wenn Temperaturschwankungen zur Wirkung kommen, wenn irgendein Parasit im Innern oder an der Oberfläche der Zelle ihr einen Teil der Nährstoffe entzieht usw. Wir können bei der Frage nach den wirksamen Faktoren auch dieses Mal entweder annehmen, daß äußere Umstände verschiedener Art ohne weiteres die gleichen Effekte seitens der Zellen auszulösen vermögen, und die Zelle auf ungleiche Reizursachen mit der gleichen Reaktion antworte, — oder daß jene äußeren Faktoren, die unserer Beobachtung und Messung direkt zugänglich sind, ungeachtet ihrer Verschiedenheit die gleichen Folgezustände herbeiführen, die ihrerseits erst als Reizursache in Betracht kommen und die von uns studierten Reaktionserscheinungen auslösen. Wollen wir die wirksamen Faktoren eruieren, so werden wir uns vergegenwärtigen müssen, daß zwischen dem im Experiment herbeigeführten Reiz und der an den Zellen beobachteten Reaktion zahlreiche Zwischenzustände vermitteln können; ein oder mehrere von diesen Zwischenzuständen können Reizreaktionen auf die vorhergehenden darstellen, andere von ihnen werden nicht als Reiz-, sondern als Kraftwirkungen der zugeführten Energie zu verstehen sein. Die Kenntnis dieser „Reizketten“, deren Endglieder in unseren Fällen Wachstums- oder Gestaltungsprozesse darstellen, ist uns im einzelnen noch durchaus verschlossen; nur in wenigen Fällen sind wir vorläufig in der Lage, einige Glieder der hypothetischen Ketten zu nennen und ihren kausalen Zusammenhang wahrscheinlich zu machen. Die zahlreichen Arbeiten, deren Autoren Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie experimentell in Angriff genommen haben, geben zwar vielfach Aufschluß darüber, wie die Pflanzen zur Produktion dieser oder jener Gewebeformen veranlaßt werden können; aber eine weitere Analyse der tätigen Faktoren und des Verlaufs ihrer Wirkungen ist nur ausnahmsweise — und nicht immer mit Glück — versucht worden. Was die beiden oben gewählten Beispiele betrifft — Zoosporenbildung bei *Vaucheria* und deformierendes Wachstum der Wurzelhaare usw. —, so läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß Änderungen im osmotischen Druck der Zelleninhalte stets den eigentlich wirksamen Faktor bedeuten.

Wenn wir beim Experiment gleiche Gewebebildungen nach Einwirkung ungleichartiger Faktoren zustande kommen sehen, werden wir nach dem Gesagten stets zu prüfen haben, ob uns vielleicht nur durch unsere geringe Kenntnis von den genannten „Reizketten“ eine Ungleichheit der letzten Endes wirksamen Faktoren vorgetäuscht wird, und ob nicht bei

näherer Prüfung die gleichen Wirkungen und Reaktionen auf gleiche Ursachen zurückführbar werden.

Wenn Pflanzen, die im Dunkeln kultiviert werden, ähnliche Gewebshypoplasie erkennen lassen, wie die unter Wasser oder bei Kohlensäureausschluß erwachsenen Exemplare, so werden wir in ihren Strukturanomalien nicht eine spezifische Wirkung des Lichtmangels, der Berührung mit dem Wasser usw. sehen dürfen, sondern die Ursache der Hypoplasie in dem allen jenen Kulturbedingungen Gemeinsamen, in der unzulänglichen Ernährung suchen, deren Folgen die nicht assimilierenden und schwach oder gar nicht transpirierenden Gewächse ausgesetzt sind. Wenn Temperaturschwankungen und Änderungen in der Konzentration des umgebenden Mediums die gleichen abnormen Wachstumsprozesse veranlassen, so werden wir in diesen nicht eine spezifische Wirkung der Temperatur oder der jeweils vorliegenden Lösungen finden, sondern an die Schwankungen des Turgors und des osmotischen Druckes denken müssen, die durch Temperatur- und Konzentrationswechsel bedingt werden, und in dem Wechsel des Turgordruckes die Veranlassung zu den abnormen Wachstumsprozessen suchen. Wenn nach Verstümmelung von Pflanzenteilen die gleichen Gewebe gebildet werden wie nach Infektion durch Pilze usw., werden wir uns die Frage vorlegen, ob es nicht Faktoren gibt, die in diesem wie in jenem Fall — ursächlich bedingt durch Verletzung bzw. Infektion — zur Wirkung kommen und in beiden — äußerlich ungleichartigen — Fällen übereinstimmend die bekannten Reaktionen seitens des Organismus auslösen. — Damit, daß unsere geringen Kenntnisse von den Wirkungsweisen äußerer Faktoren und den Reaktionsfähigkeiten der Zellen und Gewebe nur in einigen Fällen vorläufig eine befriedigende Antwort zu geben gestatten, kann gegen die grundsätzliche Berechtigung unserer Fragestellung nichts gesagt sein.

Indem wir die Hypoplasien verschiedener Art auf unzulängliche Ernährung zurückführen, die Veranlassung zu bestimmten abnormen Wachstumserscheinungen in Schwankungen des osmotischen Druckes erkennen u. dgl. m., machen wir uns mit den spezifischen Veranlassungen für bestimmte abnorme Bildungsvorgänge bekannt. Die Tatsache, daß sehr verschiedenartige Methoden beim Experimentieren dieselbe spezifische Veranlassung in Wirkung treten lassen, macht es notwendig, bei Beurteilung jeder abnormen Bildung zwischen jenen und den vom Experimentator angewandten Mitteln zu unterscheiden.

Die Energiezufuhr, welche, wie wir hörten, den Realisationsfaktoren in vielen Fällen ihre Bedeutung gibt, spielt bei der Ausgestaltung der Pflanzenorgane eine außerordentlich große Rolle, welche die Scheidung zwischen diesen und den determinierenden Faktoren erschwert; je nach der Intensität, mit welcher bestimmte Realisationsfaktoren auf das in Entwicklung begriffene Organ wirken und ihm Energie zuführen, sehen wir das Endprodukt graduelle Verschiedenheiten aufweisen: schlecht ernährte Organe und Gewebe bestehen aus kleineren Zellen, aus minder zahlreichen Schichten, aus unvollkommener differenzierten Anteilen als solche, welchen die nötigen Stoffe reichlicher zugeflossen sind. Eine kontinuierliche Reihe führt durch alle Grade der Hypoplasie über das „Normalbild“ zu den Strukturen überernährter Organe und Gewebe, die man durch Hinleiten besonders reichlicher Nährstoffmengen zu bestimmten Anteilen der Pflanze oder auf anderem

Wege erzielen kann, worüber später noch ausführlicher zu berichten sein wird. In solchen Fällen kommt den realisierend wirkenden Faktoren gleichzeitig auch determinierende Bedeutung zu — eine Komplikation, die von ROUX bereits diskutiert worden ist, und die für den mit botanischen Objekten beschäftigten Forscher besondere Bedeutung hat. In den soeben herangezogenen Fällen der infolge ungleicher Ernährung ungleich stark sich betätigenden Gewebebildung sind die determinierenden Faktoren vor allem in der Pflanze selbst zu suchen. Determinierend wirkt weiterhin der von der Außenwelt bestimmte Grad der Ernährung. Realisierend wirken die Ernährung, der Wassergehalt der Zellen, die Zufuhr von Sauerstoff, die Temperatur usw. Die Mittel schließlich, durch welche wir Abweichungen von der normalen Ausbildung der Gewebe erzielen, sind Verdunkelung, Herabsetzung der Transpiration, Düngung u. ähnl. m.

Von der realisierenden Bedeutung des Turgors war schon oben die Rede; wir müssen hinzufügen, daß der Turgordruck daneben auch determinierende Bedeutung gewinnen kann. Auf abnorm hohen Turgordruck ist die Entstehung der hyperhydrischen Gewebe zurückzuführen, der Lentizellenwucherungen usw. Auch bei diesen und ähnlichen Bildungen sind die determinierenden Faktoren teils in den von der Außenwelt unabhängigen Qualitäten der Zellen begründet, teils werden sie in diesen erst durch die Einwirkung der Außenwelt verwirklicht. Von den realisierenden Faktoren gilt dasselbe wie im ersten Fall. Die Mittel, die dem Experimentator zur Verfügung stehen, sind Herabsetzung der Transpiration, Injektion von Wasser in die Interzellularen, Anwendung turgorerhöhender anästhetischer Mittel u. ähnl. m.

Von der langen Kausalkette, die mit der Anwendung eines dieser Mittel beginnt und mit der Gestaltungs- oder Differenzierungsreaktion der Zellen und Gewebe endet, kennen wir oft nur das erste und das letzte Glied: das Ziel der Forschung wird sein, auch alle dazwischen liegenden zu ermitteln. Bei den weiter unten gegebenen Erörterungen zahlreicher einzelner Fälle werden wir die bei abnormen Gewebebildungen eintretenden Gestaltungs- und Differenzierungsprozesse nach demjenigen Faktor benennen, welcher dem letzten uns bekannten Glied jener Kausalketten entspricht: als Osmomorphosen werden wir diejenigen Morphosen bezeichnen, bei deren Entstehung osmotische Faktoren determinierend mitwirken, als Chemo-morphosen diejenigen, welche auf die determinierende Wirkung bestimmter chemischer Stoffe zurückzuführen sind usw.

Bei unserer noch sehr unvollkommenen Einsicht in die Entwicklungsmechanik der pflanzlichen Gewebe werden wir freilich dabei oft mehr auf Vermutungen und Analogieschlüsse angewiesen sein, als auf experimentell gewonnene Ermittlungen uns stützen können. Namentlich macht die Analyse aller Selbstdifferenzierungsvorgänge große Schwierigkeiten.

Die große determinierende Bedeutung, welche vielen der von ROUX als Realisationsfaktoren bezeichneten, von der Außenwelt her auf die Organismen wirkenden Agentien bei der Ontogenese pflanzlicher Organe und Gewebe zukommt, darf nicht — wie es gelegentlich geschehen zu sein scheint — zu der Meinung verführen, daß jegliche Differenzierung von außen induziert würde. Die in den Sproß- oder Wurzelspitzen sich abspielenden Differenzierungsvorgänge, durch welche Mark-, Leitbündel-, Rindengewebe und Epidermis unterscheidbar werden, sind Selbstdifferenzierungsprozesse; die Energiezufuhr von außen allerdings entscheidet, bis

zu welchem Grade jene fortschreiten können, oder — unter einem anderen Gesichtswinkel betrachtet — die äußeren Umstände entscheiden darüber, ob das volle Maß der Entwicklung, welches den betreffenden Zellen, Geweben und Organen erreichbar ist, wirklich erreicht oder die Entwicklung schon vorher bald auf dieser, bald auf jener Stufe arretiert wird.

*

*

*

Folgende Gruppen scheinen sich trotz der unvollkommenen Einsicht in die Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe schon jetzt voneinander trennen zu lassen:

die Wirkungen mechanischer Kräfte, des mechanischen Druckes und Zuges (Mechanomorphosen) —

die Wirkungen osmotischer Kräfte, die eine Änderung des osmotischen Druckes des Zellsaftes und in vielen Fällen gleichzeitig mit diesem eine Änderung des Turgordruckes herbeiführen (Osmomorphosen), — und

die Wirkungen chemischer Kräfte (Chemomorphosen).

Als vierte Gruppe, deren Umgrenzung und Analyse noch größere Schwierigkeiten machen wird als die der anderen, sollen die Wirkungen der Korrelationen behandelt werden, bei welchen, wie wir annehmen dürfen, mit mechanischen Kräften namentlich osmotische und chemische sich kombinieren.

1. Wirkungen mechanischer Kräfte.

Als Mechanomorphosen sollen alle gestaltenden Wirkungen mechanischen Zuges und Druckes auf die Pflanzenzellen und -gewebe bezeichnet werden.

Kraftwirkungen und Reizwirkungen kommen dabei in Betracht.

Die Kraftwirkungen wirken modellierend auf Zellen, die ihr Wachstum abgeschlossen haben oder gar schon tot sind, und äußern sich darin, daß sie wachsende Zellen eine den jeweiligen Druckverhältnissen entsprechende Form annehmen lassen.

Durch mechanischen Druck können Pflanzenzellen, aus ihrer normalen Lage gebracht, gebogen und gefaltet werden — eine Wirkung, die sich an lebenden und toten Zellen in gleicher Weise bemerkbar machen kann. Daß diese Deformation auf den histologischen Charakter eines Gewebes bestimmenden Einfluß gewinnen kann, lehrt z. B. das Wellenholz („Wimmerwuchs“) unserer Bäume¹⁾: das Holz der Rotbuche

1) R. HARTIG hat nachgewiesen, daß der „Wellen- oder Wimmerwuchs“ der Bäume oft auf den Längsdruck zurückzuführen ist, „welchen eine sich stark nach oben verdickende Seitenwurzel auf Rinde und Kambium des unteren Stammendes, welchen der dicker werdende Ast nach oben und unten auf die Rinde des Baumes ausübt. Dieser Längsdruck veranlaßt bei dünnrindigen Bäumen Faltungen der Rinde und des aus dem Kambium entstehenden Holzes, welche in horizontaler Richtung verlaufen. Bei dickborkigen Bäumen (Eiche, Kastanie, Schwarzerle) winden sich infolge des Längsdruckes die Elemente der Innenrinde und des Holzes in tangential verlaufenden Wellenlinien. Bei Nadelholzbäumen tritt Wellholz an Stöcken selten auf“. Vgl. auch HARTIG, Holzuntersuchungen. Altes und Neues 1901, 52; Über die Ursachen des Wimmerwuchses (Wellenholzes) der Bäume (Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen 1901, April); ferner JACCARD, Étude anat. de bois comprimés (Mitteil. schweiz. Zentralanst. forstl. Versuchswesen 1913, 10, 71), der das an der Ansatzstelle der Äste (*Pinus*,

(*Fagus*), von welcher das in Fig. 255 dargestellte Wellenholzprobchen stammt, erscheint in lockenähnlich geformte Strähnen zerspalten. Namentlich die an den Insertionsstellen starker Nebenäste und Nebenwurzeln auftretenden Faserverbiegungen tragen oft den Charakter des Wellenholzes. Wie von Wellenholz darf auch von Wellenrinde und Wellenkambium gesprochen werden (vgl. z. B. JOST a. a. O.) Über mechanisch deformierte dünnwandige, parenchymatische Anteile gab bereits Fig. 239a (*Fuchsia*) Aufschluß. Deformationen, die wellenholzähnliche Strukturen in primärem Gewebe zustande bringen, sieht man z. B. an der Basis vieler (endogen entstandener) Wurzeln (Rhizom von *Iris* usw.) oft verwirklicht.

Kraftwirkungen liegen ferner vor, wenn die im Wachstum begriffenen Elemente durch Druck in ihrer weiteren Vergrößerung behindert werden; die Sistierung des Wachstums allein veranlaßt an sich natürlich noch nicht die Bildung eines abnorm gebauten Gewebes; nimmt bei gehemmtem Wachstum die Teilung der Zellen ihren Fortgang, so entsteht abnorm kleinzelliges Gewebe. In der Tat läßt sich solches erzeugen, wenn (z. B. durch Gipsverband) die Untersuchungsobjekte unter hinreichend starken Druck gesetzt werden. Lokale Hemmung des Wachstums, wie sie durch Schnürung erreicht werden kann, ruft unter Umständen abenteuerliche Anomalien in Form und Bau eines Organes hervor¹⁾.

Lokaler Druck wirkt auf wachsende Zellen insofern modellierend, als diese an Stellen hinreichend starken Druckes ihr Wachstum einstellen oder verlangsamen und besonders stark an denjenigen Teilen ihr Wachstum fortsetzen, die keinen Druck zu überwinden haben oder nur unter relativ schwachem Drucke stehen. Die Modellierung ist also keineswegs eine rein passive, sondern wird vermittelt durch die Wachstumstätigkeit lebender Elemente. Ebenso wie wachsende Organe den ihnen zur Verfügung stehenden Raum — wie Abgüsse einer Hohlform — füllen können [Wurzeln in Ge-

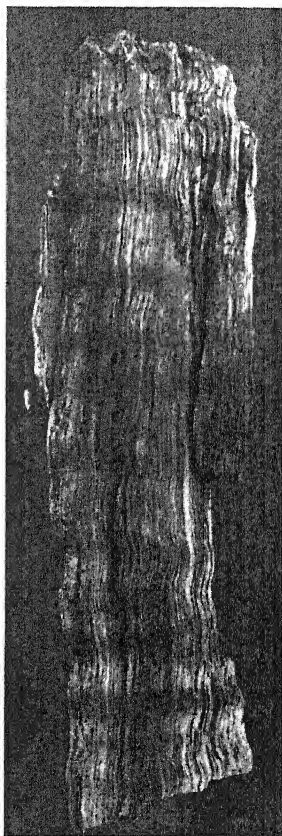


Fig. 255.
Wellenholz (*Fagus sylvatica*).

Picea) gebildete Wellenholz mit dem nach experimentell ausgeübten Längsdruck entstehenden vergleicht. JOST (Üb. einige Eigentümlichkeiten d. Kambiums d. Bäume, Bot. Zeitg., Abt. I, 1901, 59, 1) führt die Bildung des Wellenholzes auf starke Verkürzung des Kambiums zurück (vgl. das oben, p. 317, über das gleitende Wachstum der Kambiumzellen Gesagte). ARN. ENGLER konnte es an geotropisch oder heliotropisch gekrümmten Ästen auf der Konkavseite finden und erschließt hieraus die bei seinen Objekten auf der Konkavseite herrschende Längsdruckspannung (Tropismen u. exzentr. Dickenwachstum d. Bäume, Zürich 1918, 98 ff.).

1) Vgl. z. B. PREIN, ÜB. d. Einfluß mechan. Hemmungen auf die histologische Entwicklung der Wurzeln. Diss., Bonn 1908.

steinslücken¹⁾, *Agave*-Blätter (s. o. p. 348), Blütenorgane der Kruzi-feren in festgepreßter Knospenlage²⁾, Samen, die in einer Frucht in enger Packung nebeneinander liegen³⁾ usw.], können auch Gewebe und Zellen in ihrer Gestaltungstätigkeit durch Raumverhältnisse maßgebend beeinflußt werden. Der wuchernde Kallus nimmt alle beliebigen Zwangsformen an und füllt als „Kittgewebe“ alle Lücken zwischen Pfropfreis und Unterlage; Überwallungswülste modellieren sich gegenseitig, wenn sie zusammenstoßen, und ähnlich wirken Gallen aufeinander, wenn sie in besonders dichter Gruppierung sich entwickeln (*Mikiola fagi* auf *Fagus*, *Neuroterus lenticularis* auf *Quercus* usw.).

Außerordentlich lehrreich geben über die mechanische Anpassung einzelner Zellen an den zur Verfügung stehenden Raum die von HABERLANDT⁴⁾ mitgeteilten Fälle Aufschluß: die Rhizoiden saprophytisch lebender Moose füllen die von ihnen besiedelten Zellen toter Pflanzenorgane auch dann aus, wenn es sich um so komplizierte Formen handelt wie die der Epidermiszellen der Buchenblätter (Rhizoide von *Eurhynchium praelongum* u. a.). Die Thyllen platten sich gegenseitig zu Polyedern ab und bilden zusammen Formabgüsse der Gefäßlumina. Die Haare der Gallen des *Neuroterus numismalis* (auf *Quercus*) füllen den ihnen zur Verfügung stehenden Raum und werden dabei unter dem Zwang der Raumverhältnisse nicht selten zu zweiarmigen Gebilden (vgl. Fig. 156).

Andererseits führt das Fehlen eines modellierenden Druckes in vielen Fällen zur Annahme der Kugelform. Wenn Thyllen in Gefäßlumina wachsen und in ihnen auf keinerlei Widerstand stoßen, nehmen sie Kugelform oder kugelhähnliche Gestalt an, für deren Zustandekommen rein mechanische Kräfte verantwortlich zu machen sind. Thyllen, welche die Lumina der Gefäße völlig erfüllen, nehmen, wie wir bereits hörten, die Form der letzteren an, erweitern sich aber nicht selten zu kugelförmigen Blasen, wenn sie sich über den Rand angeschnittener Gefäße hinaus entwickeln und dem von der Gefäßwand ausgeübten Druck entwachsen können. Ein interessantes Beispiel aus der Anatomie der normalen Gewebe liefern die kugelförmigen Tracheiden, die HABERLANDT in die Interzellularräume der Blätter von *Euphorbia myrsinites* hineinragen sah und mit den Kugeln eines Thermometers verglich⁵⁾.

Ob mechanischer Druck, der deformierend auf Vegetationspunkte wirkt, diese derart beeinflussen kann, daß sie auch dann, wenn sie dem Druck entzogen sind, in deformierter Form ihr Wachstum fortsetzen, ist eine Frage, welche beim Studium der Verbänderungen wiederholt erwogen worden ist. Vielleicht ist die Verbänderung der aus den Achseln der Kotyledonen von *Vicia* usw. sich erhebenden Seitensprosse als Wirkung

1) Über lokales Wachstum, mit welchem eingegipste Wurzeln kleine Lücken des Gipsverbandes füllen vgl. HOTTES, ÜB. d. Einfluß v. Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia faba*. Diss., Bonn 1901.

2) GÜNTERT, Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie 1910; dort weitere Literaturangaben.

3) LOEWI, Die räumlichen Verhältnisse im Fruchtknoten und in der Frucht von *Aesculus* in mathematischer Behandlung (Österr. bot. Zeitschr. 1913, 63, 356).

4) HABERLANDT, Beitr. z. Anat. u. Phys. d. Laubmoose (Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, 17, 359, 478 ff.).

5) HABERLANDT, Zur physiolog. Anat. d. Milchröhren (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturwiss. Kl., 1883, 87, Abt. I, 51).

des mechanischen Druckes aufzufassen; RIPPEL erzeugte an *Taraxacum* Verbänderung durch mechanischen Druck¹⁾.

Eine ungerechtfertigte Überschätzung des Einflusses, den mechanischer Druck auf abnorme Gewebebildung hat, liegt in der Auffassung, daß die Bildung der Wundholzmassen, der Überwallungswülste usw. rein mechanisch durch die Verminderung des auf die Kambiumzellen wirkenden Rindendruckes verständlich werde, — eine Auffassung, der von zahlreichen Autoren Ausdruck verliehen worden ist²⁾. Der Einfluß verminderten mechanischen Druckes wird zwar in der Richtung stärkster Wachstumsbetätigung sich zu erkennen geben, für die abnorme Steigerung des Wachstums selbst aber kann er nicht verantwortlich gemacht werden; ich erinnere an die den Wundholzbildungen quantitativ und qualitativ durchaus vergleichbaren Gallenholzmassen (Fig. 173), deren Entstehung keine Verminderung des Rindendruckes vorausgeht, an ähnliche lokale Steigerungen der Kambiumtätigkeit, die sich durch Störungen in der Ernährung (Dekapitation) erzielen lassen, andererseits an die Erscheinungen der Wundholzbildung unter abnorm erhöhtem mechanischen Druck, wie wir ihn für die Fälle der intraxylären Wundholzbildung wohl annehmen dürfen.

Lehre von der Wirkung der Polarität auf Wachstumsrichtung und Form der Zellen. — Die Polarität der Zellen vermag nach VÖCHTING und einigen ihm folgenden Autoren das Zustandekommen mancher abnormer Gewebestrukturen zu erklären, namentlich die Bildung der im Wundholz außerordentlich häufigen Knäuelbildungen (s. o. p. 120 ff. u. Fig. 82, 87, 91). Solche fand VÖCHTING bei *Cydonia japonica* nach Transplantation verkehrt eingesetzter Rindenringe, ferner nach Transplantationen an *Beta vulgaris* und anderen Objekten. Sie führten VÖCHTING zu der Annahme, daß die einzelnen Zellen nicht nur der Längsachse nach polar gebaut sind, sondern daß auch „ihre Pole sich anziehen oder abstoßen, je nachdem wir die ungleichartigen oder gleichartigen in Berührung bringen³⁾“.

MÄULE hat versucht, mit Hilfe dieser Lehre von der Polarität der Zellen auch die Knäuelbildungen, die ohne vorherige Transplantation im gewöhnlichen Wundholz reichlich auftreten, zu erklären. Er geht davon aus, daß in Neubildungen verschiedenster Art, auch im Wundholz, die Entwicklung der einzelnen Elemente ungleich ist, in dem Sinne, daß sich einige schon frühzeitig ausbilden, andere in der Entwicklung zurückbleiben. Die in der Entwicklung vorseilenden Fasern werden ihrem Bestreben, sich nach unten zu strecken, nicht folgen können, da der Kallus der Ringelwunden, um die es sich handelt, nach unten abgeschlossen ist. Die Faser wird sich daher umbiegen müssen. Durch ähnliche Gründe (Widerstand des Holzes) erklärt es sich nach MÄULE, daß die meisten Fasern in tangentialer Richtung, der Oberfläche des Wundholzkörpers entlang und nicht in radialer Richtung sich umbiegen. Die Faser 1 in der nebenstehenden Skizze (Fig. 256) wächst dementsprechend mit ihrem Wurzelpol w zunächst eine Zeitlang annähernd horizontal weiter. „Wird auch in dieser Richtung der Widerstand zu mächtig, so erfolgt eine weitere Umbiegung nach unten,

1) RIPPEL, A., Die exper. Erziehung v. verbänderten Blütenachsen v. *Taraxacum officinale* L. durch seitlichen Druck (Angew. Bot. 1922, 4, 95).

2) Vgl. z. B. HARTIG, R., Lehrbuch d. Baumkrankheiten, 2. Aufl. 1889, 202.

3) VÖCHTING, a. a. O. 1892, 151.

wenn dies möglich, oder aber nach oben. Dadurch stößt nun ihr Wurzelpol w_1 direkt auf den Wurzelpol w_2 einer anderen Faser, die etwa im Wachstum etwas zurückgeblieben sein möge. Infolge dieses direkten Zusammentreffens zweier gleichnamiger Pole ist w_2 genötigt, auszuweichen, entweder nach außen (links) oder (wie in der Figur) nach innen (rechts); dort schiebt sich w_2 an der Faser 1 entlang, bis eine weitere Streckung unmöglich ist, oder das Längenwachstum dieser Faser 2 erloschen ist. . . . Die nächste Faser 3 stößt alsdann mit ihrem Wundpol w_3 auf w_2 und muß also ebenfalls ausbiegen, sie legt sich mit ihrem Wurzelpolende an die Faser 2 an usw. . . . Es ist klar, daß die schließlich ganz eingeschlossenen Fasern 7, 8 usw. nur einen sehr geringen Spielraum für ihre Ausdehnung haben, und daß zuletzt, durch den Druck der umgebenden Fasern genötigt, zwei gleichnamige Pole direkt zusammentreffen können. Dies widerspricht der Polarität der Zellen jedoch keineswegs; es ist hierbei nur die Kraft, welche

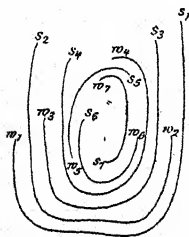


Fig. 256.

Wundholzknäuel.
Schematische Darstellung.
Nach MÄULE.

die Enden auseinander treibt, geringer als der äußere Druck; können doch auch gleichnamige Pole zweier Stabmagneten zusammengebracht werden, wenn die freie Beweglichkeit der Stäbe gehindert ist¹⁾.

NEEFF²⁾ hat in mehreren Arbeiten VÖCHTING'S Gedanken wieder aufgenommen und die Knäuelbildungen mit ihrer Hilfe zu erklären versucht — Versuche, die ich freilich nicht als gelungen bezeichnen kann.

Vor allem muß bei einer Kritik der Theorie auffallen, daß die Verbiegungen der einzelnen Zellen auch dann auftreten, wenn ein ihrer Polarität nicht entsprechendes Wachstum der Zellen ganz ausgeschlossen ist. In den Blutlausgallen, welche durch gesteigerte Zellenproduktion seitens der gereizten Teile des Kambiums zustande kommen, fand ich gar nicht selten einzelne verbogene Holzelemente und alle Übergänge von diesen zu typischen Knäuelbildungen. Für *Pinus*-Gallen (*Peridermium*) beschreibt STEWART Analoges: „balled and whorled arrangement of tracheids“³⁾. Die Knäuelbildungen im Mark, die sich ohne jede traumatische Störung bilden, erwähnten wir bereits oben (S. 126). Man müßte sehr komplizierte Hilfs-hypothesen in Anspruch nehmen, wollte man zwischen diesen und vielen ähnlichen Befunden einerseits, der von VÖCHTING aufgestellten Theorie andererseits vermitteln. Auch VÖCHTING gibt übrigens zu, daß dieselben histologischen Anomalien, die er nach inverser Transplantation eintreten sah und auf „Störungen in den polaren Verhältnissen“ zurückführte, auch nach korrelativen Störungen in der Ernährung des Pflanzenkörpers, die keinerlei Wirkungen auf die Polarität der Zellen haben können, sich bemerkbar machen⁴⁾.

Wenn sich nach der Theorie gleichnamige Pole benachbarter Zellen abstoßen und in ihrer Wachstumsrichtung derart beeinflussen, daß sie

1) MÄULE, Der Faserverlauf im Wundholz (Bibl. botan. 1895, 33).

2) NEEFF, R., Üb. Zellumlagerung usw. (Zeitschr. f. Bot. 1914, 6, 465); NEEFF, Üb. polares Wachstum v. Pflanzenzellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, 61, 205).

3) STEWART, Notes on the anat. of *Peridermium* galls I (Americ. journ. of bot. 1916, 3, 12); vgl. ferner STEWART, Anatom. study of *Gymnosporangium* galls (ibid. 1915, 2, 402).

4) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 228.

einander ausweichen, so ließe sich annehmen, daß von den Polen der Zellen bestimmte Stoffe ausgehen und die Krümmungsbewegungen der von den polaren Störungen beeinflussten Zellen als chemotropische aufzufassen wären. Daß Zellen sich gegenseitig chemotropisch beeinflussen können, darf z. B. aus dem Verhalten der „ruhenden“ Gameten und ihrer Kopulationsschläuche erschlossen werden; ähnliche Wirkungen wären auch für die im Gewebeverband liegenden Zellen als möglich in Erwägung zu ziehen¹⁾. VÖCHTINGS Befunde würden aber zu der Annahme nötigen, daß gleichnamige Pole nur dann abstoßend aufeinander wirken, wenn sie in entgegengesetzter Richtung wachsen, und sich unbeeinflusst lassen, wenn sie in gleicher Richtung wachsen.

NEEFF findet, daß die hier vorgetragenen Bedenken sich für denjenigen von selbst erledigen, welcher berücksichtigt, daß im Gewebe nicht zwei, sondern viele Zellen nebeneinander liegen und sich entwickeln: eben dadurch werden die Zellen zwischen ihren Nachbarinnen festgehalten und polarisiert; denn „wollte“ eine von ihnen „nach rechts oder links ausbiegen, so käme sie ja gerade mit den gleichnamigen Nachbarpolen in Berührung, folglich wächst sie geradeaus und trifft in den Stockwerken oben und unten auf ungleichnamige Pole der dortigen Zellen“²⁾. Beim gleitenden Wachstum sehen wir, wie ich hinzufügen darf, die ungleichnamigen Pole der Zellen benachbarter Stockwerke sich voneinander entfernen, gleichnamige in derselben Richtung nebeneinander fortwachsen. Die feste Packung, in der die Zellen liegen, wird als Richtung bestimmender Faktor den Unterschied zwischen normalen und anomalen Geweben nicht erklären können, da jene für Gewebe normaler und anomaler Art in gleicher Weise wirksam ist.

Diese und andere Umstände erschweren die Annahme der Theorie nicht wenig.

Wie ich glaube, bedarf es übrigens keines komplizierten Theorienkomplexes, um die Knäuelbildungen und analoge Gewebeanomalien zu erklären. Ich teile die von VEPŘEK, KRIEG, JACCARD³⁾ u. a. vertretene Auffassung, nach welcher besagte Bildungen durch die den wachsenden Zellen zur Verfügung stehenden Raumverhältnisse sich erklären: die Fasern werden durch mechanische Faktoren abgelenkt und zur Knäuelbildung gebracht; den ersten Anstoß dazu mögen in Wundholz- und Maserbildungen oft die abnorm verbreiterten Markstrahlen geben (VEPŘEK). Alle in Rede stehenden Erscheinungen sind demnach den Mechanomorphosen anzureihen. Diese Annahme steht mit dem, was über die Entwicklung der Knäuel bekannt ist, in gutem Einklang und erklärt gleichzeitig auch, daß gerade an denjenigen Stellen, an welchen die Raumverhältnisse von den normalen

1) NATHANSOHN (Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 685) nimmt an, daß die Tracheiden sich treffen, weil sie sich gegenseitig beeinflussen und ihr Wachstum lenken. Vgl. auch BITTER, Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 199).

2) NEEFF, a. a. O. 1922, 249, 250.

3) VEPŘEK a. a. O. 1902 (s. o. p. 119, Anm. 3); KRIEG, a. a. O. 1908, 6 (o., p. 118 Anm. 2); JACCARD, Wundholzbildung im Mark von *Picea excelsa* (Ber. d. D. bot. Ges. 1910, **28**, 62). — OHMANN (Über die Art und das Zustandekommen der Verwachsungen zweier Pfropfsymbionten. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1908, **21**, 232) hat eine Erklärung der Knäuelbildung in Aussicht gestellt, aber meines Wissens bisher nicht veröffentlicht.

besonders weit abweichen, die Knäuelbildung eine so große Rolle spielt (vgl. Fig. 257). An der Demarkationslinie mancher *Abutilon*-Pfropfungen

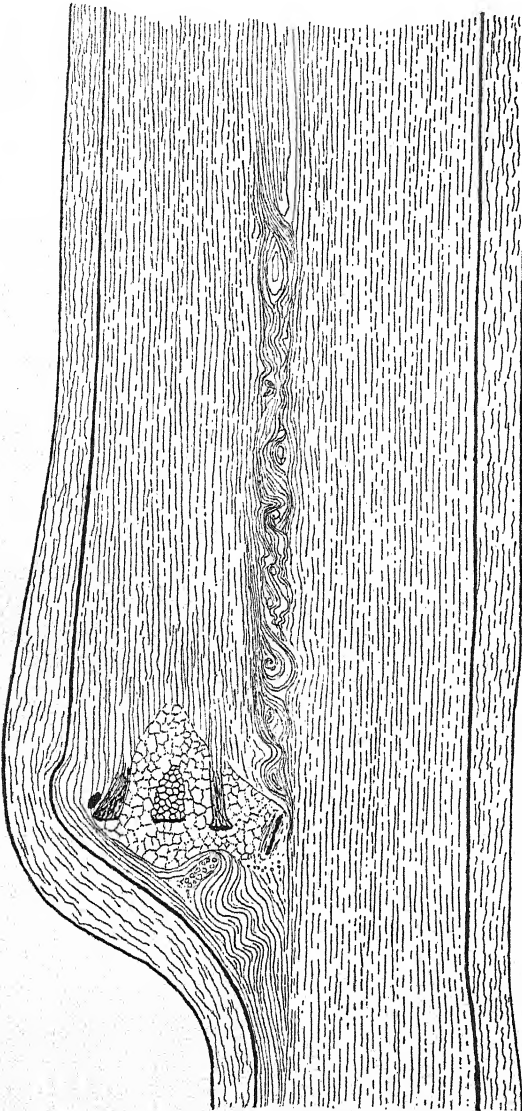


Fig. 257.

Knäuelbildung an der Kontaktfläche von Unterlage und Pfropfreis: *Abutilon Thompsoni* auf *Abutilon* Souvenir de Bonn. Nach OHMANN.

sah OHMANN¹⁾ die Knäuelbildungen „wie eine Wellenbewegung sich entlang der Grenzzone ergießen“. Die Figur soll gleichzeitig auf die Verwandtschaft der Knäuelbildung mit den Strukturen des Wellenholzes hinweisen.

Mechanomorphosen gleicher Art sehe ich ferner in den Knäueln, die in primären prosenchymatischen Geweben, hier und da in den Spreuschuppen von *Aspidium filix mas* oder in den Haaren der Palme *Drymophloeus Schumannii* auftreten²⁾.

Ich trage ebensowenig Bedenken, die Knäuelbildungen prosenchymatischer sekundärer Gewebe mit den „maserig“ gewundenen Zellenzügen zu vergleichen, die in besonders üppig sprießenden Perikarpintumescenzen von *Vicia* und *Pisum* (s. o. S. 67) sich gelegentlich finden, oder sie mit den unregelmäßig verbogenen wurstförmigen Zellreihen, die SCHRÖDER in der hyperplastisch veränderten Rinde dekapitierter *Helianthus*-Pflanzen fand³⁾, als ätiologisch gleichartig zusammenzustellen.

Auf den Verlauf von Zellreihen im Pflanzenkörper gewinnen mechanischer Zug und Druck in vielen Fällen leicht kontrollierbaren Einfluß. —

Die bogig verlaufenden

1) OHMANN, a. a. O. 1908, 327, Fig. 34 e.

2) Über die letzteren vgl. STAUDERMANN, Haare d. Monokot. (Botan. Arch. 1924, 8, 105).

3) SCHRÖDER, W., Zur experimentellen Anat. Diss., Göttingen 1912, Fig. 7.

Reihen der Kambialkalluszellen, über die Fig. 53 (*Ulmus*-Steckling) Auskunft gibt, sind als Mechanomorphose leicht zu erkennen.

Der Verlauf der Markstrahlen im Wundholz weicht überall da vom normalen ab, wo Druckdifferenzen das Wachstum nach den geringerem Drucke ausgesetzten Stellen lenken¹⁾. „An der Stelle, wo die vor der Verwundung vorhandenen Xylemstrahlen nach außen in die nach der Verwundung entstandenen Fortsetzungen übergehen, erscheinen dieselben deutlich zerbrochen; ja in manchen Fällen ist die Schubwirkung in der Berührungszone so stark, daß die zunächst dem Kallusrande befindlichen

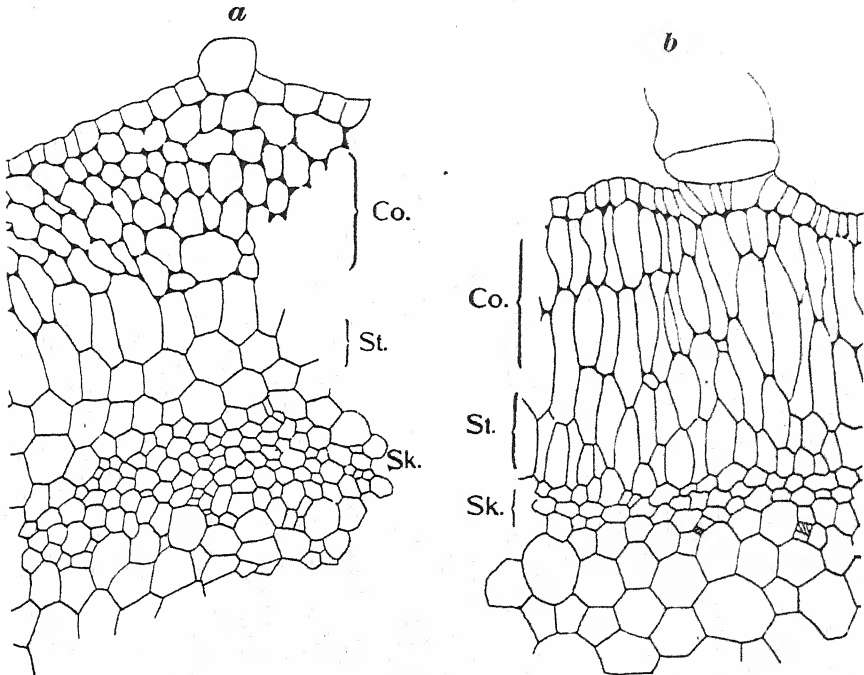


Fig. 228.

Mechanomorphosen; Einfl. allseitigen mechanischen Druckes auf die Ausbildung der primären Gewebe im Stengel von *Cucumis sativus*. Co Kollenchym, St Stärkescheide, Sk Sklerenchym. a normaler, b abnormer Stengel. Nach GRABERT.

Markstrahlen nicht bloß gebrochen, sondern seitlich verschoben erscheinen, d. h. ein kleines Stück eines solchen Strahls durchsetzt die Berührungszone in tangentialer oder tangential-schiefer Richtung, um dann wieder in die mehr radiale überzugehen.“

Als Mechanomorphose hat OHMANN die abnorme Richtung der in

1) Vgl. SCHWENDENER, Üb. d. durch Wachstum bedingte Verschiebung kleinster Teilchen in trajektorischen Kurven (1880) (Ges. botan. Abhandl. 1898, 1, 3, 20); HOFFMANN, R., Untersuch. üb. d. Wirkung mechan. Kräfte auf die Teilung, Anordnung und Ausbildung der Zellen beim Aufbau des Stammes der Laub- und Nadelhölzer. Diss., Berlin 1885. Wie die einander umschlingenden Äste tropischer *Ficus*-Arten sich gegenseitig durch starken mechanischen Druck beeinflussen, hat KURZ gezeigt (Beitr. z. Frage nach d. Einfl. mechan. Druckes auf Entstehung u. Zusammensetzung d. Holzes (Zentrabl. f. Bakt., Abt. II, 1921, 55, 293).

der Demarkationslinie (s. o. p. 358, Fig. 236) liegenden Faserelemente erkannt, deren Verlauf im wesentlichen orthogonal zur primären Schnittfläche streicht

Derselbe Autor hat die büschelförmige Anordnung der Markstrahlen, die an der Grenze zwischen Reis und Unterlage gefunden wird, auf die richtende Wirkung mechanischer Faktoren zurückgeführt¹⁾.

Die Tatsache, daß Palisadenzellen durch die Wachstumsleistungen der ihnen anliegenden Epidermis und Leitbündel derart verschoben werden können, daß sie nicht mehr senkrecht zur Organoberfläche orientiert sind²⁾, wird geeignet sein, auch pathologische Richtungsabweichungen der Palisaden und anderer Zellenformen zu erklären; bisher scheint die Aufmerksamkeit der mit pathologischen Geweben sich beschäftigenden Pflanzenanatomien solchen Objekten sich noch nicht zugewandt zu haben.

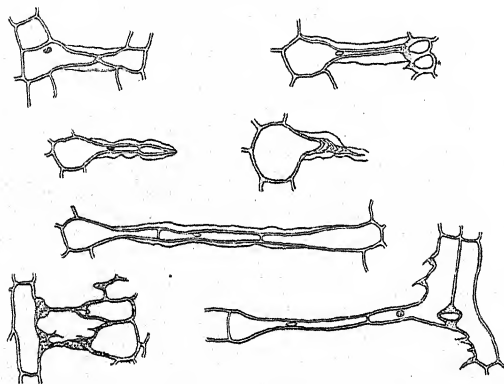


Fig. 259.

Wirkung mechanischen Zuges auf die Zellen (Retortenform); Phloëm der Luftwurzel von *Laguncularia racemosa*. Nach SCHENCK.

Wie die Richtung des Wachstums der Zellen durch mechanischen Zug oder Druck in bestimmte Bahn gelenkt wird, erläutert Fig. 258, die den Querschnitt eines durch Gipsverband im Dickenwachstum gehemmten Gurkenstengels neben dem normalen zeigt: die Kollenchymzellen haben sich in radialer Richtung stark gestreckt und durch ihr Wachstum die tiefer liegenden Gewebeschichten nach innen gedrängt und den zentralen Hohlraum des Stengels füllen lassen. Ähnliches fand GRABERT an eingegipsten Stengeln von *Cannabis*³⁾.

Wachsende Zellen können durch mechanischen Zug und Druck derart beeinflusst werden, daß sie der Richtung des Zuges folgen bzw. in der zur Druckrichtung senkrecht stehenden Richtung sich strecken (passives Wachstum). Bei Behandlung der Wachstumsanomalien war von diesen Wirkungen schon die Rede. Bei manchen Gallen können die durch mechanischen Zug veranlaßten Zellenformen zur Charakteristik der diesem unterliegenden Gewebe beitragen (vgl. Fig. 127).

Der mechanische Zug wirkt auf wachsende Zellen alsdann in der Weise, daß sie — den über der Flamme ausgezogenen Glasröhren vergleichbar — zu langen englumigen Fäden werden oder gar durchreißen und als zarte Stummel mit feinen Zellulosespitzen stehenbleiben⁴⁾. In normalen wie pathologischen Geweben sind solche zu Retortenformen ausgezogene Zellen sehr häufig (vgl. Fig. 259).

1) OHMANN, a. a. O. 1908.

2) HABERLANDT, *Physiol. Pflanzenanat.*, 6. Aufl., 1924, 269 ff.

3) GRABERT, W., *Üb. d. Einfl. allseitiger radialer Wachstumshemmung auf die innere Differenzierung des Pflanzenstengels*. Diss., Halle 1914.

4) Die erste Schilderung dieser Gestaltungsprozesse hat wohl SCHENCK gegeben (*Üb. d. Luftwurzeln v. Avicennia tomentosa u. Laguncularia racemosa*, *Flora* 1889, **72**,

Zerstörende Wirkungen des Zuges auf tote Anteile der Gewebe haben wir in den Gefäßen vor uns, die durch stürmisch sich betätigendes Wachstum ihrer Nachbarschaft zerrissen und deren Membranverdickungen auseinander gezogen und deformiert werden können (Fig. 260).

Dieselben Faktoren sind bei der Gestaltung vieler Schwammparenchymzellen wirksam; die parallel zur Oberfläche gestreckten Zellen des Mesophylls der Schattenblätter hat STAHL bereits auf die Wirkung mechanischen Zuges zurückgeführt. Sehr treffend hat neuerdings SCHOUTE die Streckung, welche die Parenchymzellen des Palmenstammgrundgewebes beim Dickenwachstum erfahren, auf mechanische Faktoren zurückgeführt. Dieselben Prinzipien erklären uns den von HABERLANDT entdeckten „Kranztypus“ im Assimilationsgewebe der Blätter²⁾ (*Eranthis hiemalis*, *Scabiosa ucrainica* u. a.).

GERTZ macht auf die geringe Wachstumsintensität aufmerksam, welche die blassen Anteile panaschierter Blätter gegenüber den normal grünen auszeichnet (s. o. p. 29): die blassen entwickeln sich zuweilen unter erheblichen Zugspannungen, die ihren Ausdruck in der Einstellung der Epidermiszellwände parallel zur Richtung des Zuges erhalten³⁾. Dieselben Beeinflussungen erfährt in den unter Zuspansung stehenden Spreitenabschnitten der Blätter oftmals (nach Hemmung des Wachstums durch Stichwunden usw.) der Verlauf der Leitbündel, deren Maschen sich radial um den Punkt stärkster Wachstumshemmung einzustellen scheinen⁴⁾.

Dadurch, daß durch den mechanischen Zug das Wachstum in einer Richtung besonders gefördert wird, beeinflußt der Zug gleichzeitig auch die Richtung der in der wachsenden Zelle sich bildenden neuen Querwände. Doch vermag mechanischer Druck und Zug auch unmittelbar auf die Kernspindel orientierend zu wirken und auf diesem Wege die Richtung der neuen Querwand zu bestimmen. Bei besserer Einsicht in die Physik des Protoplasmas, als wir sie heute besitzen,

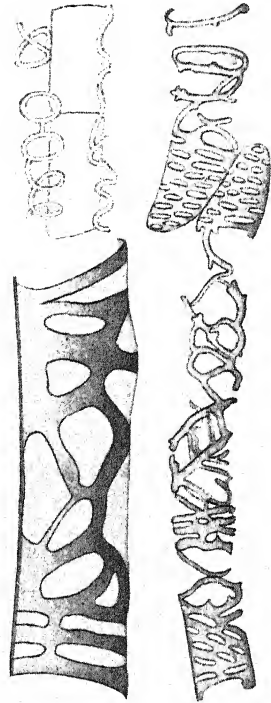


Fig. 260.

Wirkung des mechanischen Zuges auf Gefäße von *Beta vulgaris*. Nach WARBURG¹⁾.

83). Über dieselben Zellenformen bei Thallophyten z. B. KÜSTER, Üb. Gewebespannungen u. passives Wachstum b. Meeresalgen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, 1899, XLII; KILLIAN, K., Beitr. z. Kenntn. d. Laminarien (Zeitschr. f. Bot. 1911, 3, 433, 455).

1) WARBURG, Üb. Bau u. Entwickl. d. Holzes v. *Caulotretus heterophyllus* (Botan. Zeitg. 1883, 41, 617).

2) STAHL, s. o. p. 261; SCHOUTE, Über das Dickenwachstum der Palmen (Ann. jard. bot. Buitenzorg sér. 2, 1912, 11, 1, 187); HABERLANDT, Vergleichende Anatomie des assimilierenden Gewebesystems der Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, 13, 74); Physiologische Pflanzenanatomie 4. Aufl., 1909, 259 ff.; HEINRICHER, Über isolateralen Blattbau usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, 15, 502).

3) GERTZ, O., Panachering hos *Mercurialis perennis* (Bot. Not. 1919, 153).

4) Einige Abbildungen bei RAUD. FR. V., Pecan rosette, its histol., cyt., a. relation to other chlorotic diseases (U. S. Dept. of Agricult., 1922, Bull. No. 1038).

werden wir Wirkungen dieser Art vielleicht als Kraftwirkungen zu verstehen in die Lage kommen. KNY hat gezeigt, daß der Beeinflussung der Kernspindellage durch mechanischen Zug und Druck „innere“ Kräfte der Zelle in verschiedenen Gewebearten ungleich große Schwierigkeiten entgegenstellen; so gelingt es z. B. nur in Ausnahmefällen, durch starken, auf die Zweige von *Salix* und *Aesculus* ausgeübten radialen Druck ihre einreihigen Markstrahlen zweireihig werden zu lassen, d. h. die Zellen des Markstrahlmeristems zu abnormen radialen Teilungen anzuregen¹⁾.

* *

Die letzte Kategorie von Mechanomorphosen umfaßt diejenigen ohne weiteres als Reizwirkungen erkennbaren Fälle, in welchen der durch mechanischen Zug und Druck ausgeübte Reiz zur Neubildung von Zellen oder zu charakteristischen Differenzierungsvorgängen anregt.

KNY beobachtete, daß die Markzellen von *Impatiens balsamina*, die ihre Wachstums- und Teilungstätigkeit bereits abgeschlossen haben, durch Druck zu Teilungen gebracht werden können (a. a. O.).

Besonders eingehend ist die Frage untersucht worden, wie mechanischer Zug auf die Ausbildung der mechanischen Gewebe wirkt, nachdem HEGLER durch seine Angaben über *Helianthus* und *Helleborus* das Interesse auf sie gelenkt hat²⁾.

HEGLER fand, daß durch mechanischen Zug die Zugfestigkeit der Pflanzenorgane beträchtlich gesteigert werden kann, indem die mit mechanischem Gewebe ausgestatteten Organe dieses reichlicher produzieren als unter normalen Umständen und sogar Organe, welchen normalerweise mechanisches Gewebe abgeht, unter dem Einfluß des Zuges solches entwickeln. HEGLERS Angaben haben sich nicht bestätigt; — weder sind die Blattstiele von *Helleborus niger*, die HEGLER für sklerenchymfrei gehalten hatte und künstlich zur Bildung mechanischen Gewebes gebracht haben wollte, frei von dieser Gewebeform³⁾, noch gelingt es an den von ihm genannten Objekten, durch Zug die Entwicklung mechanischen Gewebes zu steigern⁴⁾. Die wiederholte Prüfung der Frage, die an den verschiedensten Gewächsen vorgenommen worden ist, hat ergeben, daß verschiedene Arten auf mechanischen Zug ungleich reagieren: WIEDERSHEIM⁵⁾ konnte nur bei *Corylus avellana* durch mechanischen Zug die Zweige zu einer Förderung ihres Sklerenchyms bringen, RIBBARD⁶⁾ teilt mit, daß die Achsen von *Vinca major* durch Zug zu einer bescheidenen

1) KNY, Üb. d. Einfl. v. Zug u. Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, **37**, 55, 94); vgl. auch GIESENHAGEN (s. o. p. 325, Anm. 2).

2) PFEFFER, Untersuch. R. HEGLERS üb. d. Einfl. v. Zugkräften auf die Festigkeit u. d. Ausbildung mechan. Gewebe in d. Pflanzen (Ber. sächs. Ges. Wiss. 1891, 638).

3) KÜSTER, Beitr. z. Anat. d. Gallen (Flora 1900, **87**, 173); PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1901, **2**, 148.

4) Vgl. KÜSTER, 1. Aufl., 1903, 141; BALL, Der Einfluß v. Zug auf d. Ausbildung v. Festigungsgeweben (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, **39**, 305; Dissert., Leipzig).

5) WIEDERSHEIM, Üb. d. Einfluß d. Belastung auf d. Ausbildung v. Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, **38**, 41).

6) RIBBARD, The infl. of tension on the formation of mechan. tissue in plants (Bot. Gaz. 1907, **43**, 361); vgl. auch BORDNER, The infl. of traction on the formation of mechan. tissue in stems (ibid. 1909, **48**, 251).

Verstärkung ihrer mechanischen Zellen zu bringen sind, während die anderen Versuchspflanzen der beiden genannten Autoren negative Resultate gaben. Zu gleichen negativen Ergebnissen kamen ferner KELLER¹⁾ und VÖCHTING²⁾.

Daß die Entwicklung mechanischer Gewebe durch die verschiedensten Faktoren trotz fortgesetzter mechanischer Inanspruchnahme der Organe gehemmt werden kann, war wiederholt zu erwähnen

Fig. 261.

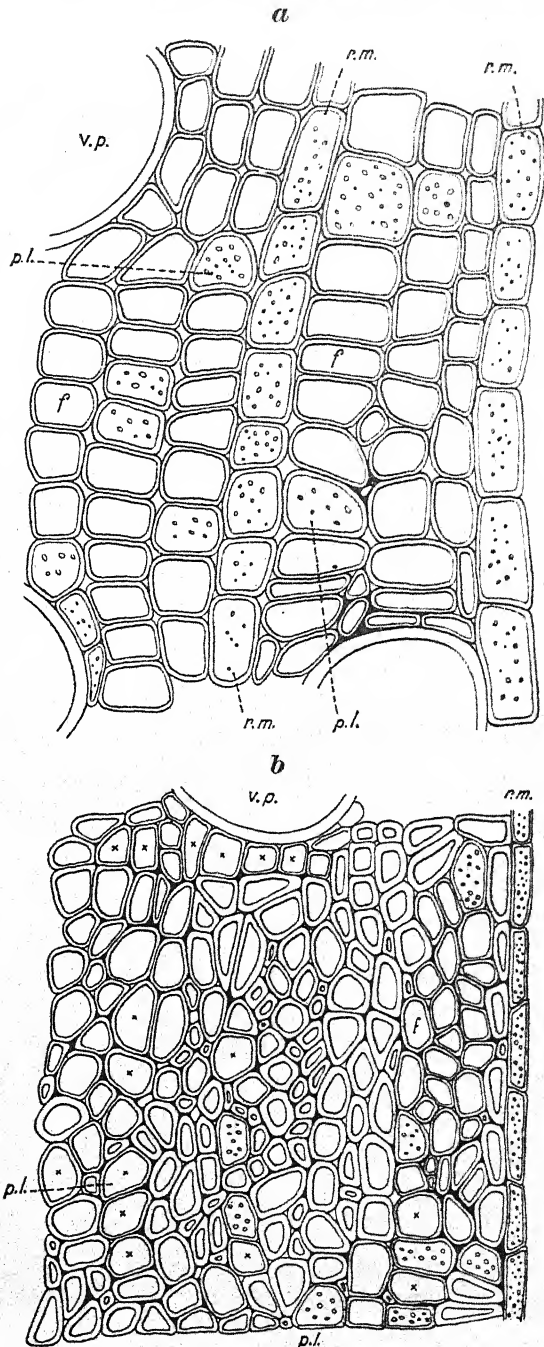
Mechanomorphosen: Einfluß des mechanischen Zuges auf Wurzeln der *Fraxinus excelsior*. Nach JACCARD, *a* abnormes, *b* normales Frühjahrsholz, *vp* Tüpfelgefäß, *f* Holzfasern, *pl* Holzparenchym, *rm* Markstrahlen.

(Hypoplasie). THOUVENIN hat den Fall beschrieben, daß sogar durch mechanische Faktoren die Ausbildung mechanischer Gewebe gehemmt werden kann³⁾ (Sprosse von *Zinnia*).

1) KELLER, Üb. d. Einfluß v. Belastung u. Lage auf die Ausbildung d. Gewebe in Fruchtsielen. Diss., Kiel 1904; vgl. auch WIEDERSHEIM in Bot. Zeitg., Abt. II, 1904, 62, 125.

2) VÖCHTING, Untersuch. z. experim. Anat. u. Path. d. Pflanzenkörpers 1908, 254 ff.

3) THOUVENIN, Des modifications apportées par une traction longitudinale de la tige (C. R. Acad. Sc. Paris 1900, 130, 663). JACCARD untersuchte Baumwurzeln, die über anderen Wurzeln liegend sich entwickelt hatten und durch das Dickenwachstum der letzteren mehr und mehr gezerrt und aus dem Boden herausgehoben worden waren; inwieweit die an ihnen wahr-



Die Hypoplasie der sekundären Gewebe als eine Folge abnormer mechanischer Inanspruchnahme hat JACCARD unter mannigfaltiger Abwandlung der Versuchsbedingungen für das Holz der Bäume untersucht¹⁾. Wurzeln von *Fraxinus excelsior*, die unter starken Zug gebracht worden sind, unterscheiden sich in ihrem Frühjahrsholz vom normalen wie Fig. 261 *a* und *b*: im mechanisch beeinflussten sind die Zellen groß, die Zellenreihen sehr deutlich, die Unterschiede der verschiedenen Zellen-

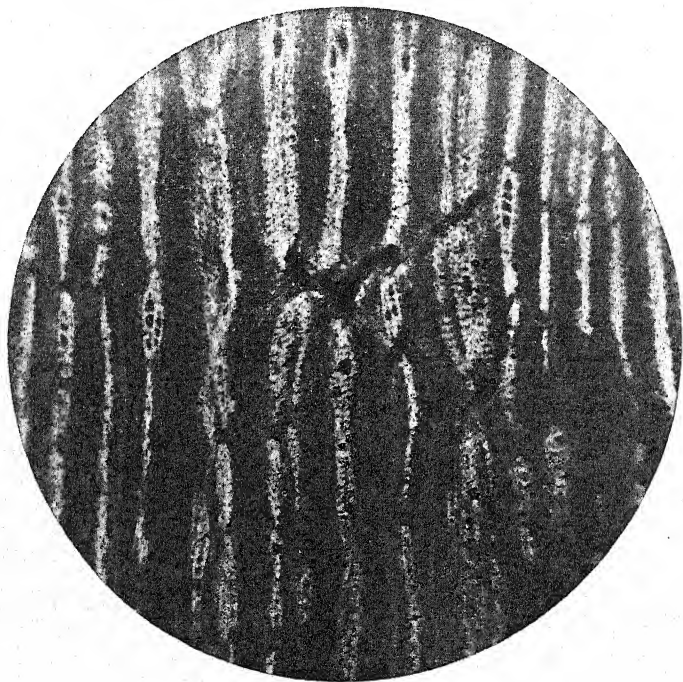


Fig. 262.

Mechanomorphosen: Wirkung wiederholter Biegung auf das Holz der Zweige von *Robinia pseud-acacia*. Nach JACCARD.

formen in hohem Maße ausgeglichen. Bei einer Versuchsserie, über welche Fig. 262 u. 263 Auskunft geben, wurden Zweige der *Robinia pseudacacia* täglich gekrümmt und allabendlich wieder gestreckt: an der tagsüber konkav gehaltenen Seite fiel das Holz sehr parenchymreich oder fast völlig parenchymatisch aus.

Auf die zahlreichen Einzelheiten der JACCARDSchen Studien hier einzugehen, unterlasse ich ebenso sehr wegen der Fülle der von ihm angeführten Befunde, wie wegen der Schwierigkeiten, welche den Be-

nehmbaren Strukturabweichungen — Förderung der wasserleitenden Elemente, geringere Wandstärke, schwächere Verholzung, dichtere Anordnung der Tüpfel usw. — auf den mechanischen Zug oder andere die herausgehobenen Teile der Wurzeln beeinflussende Faktoren zurückzuführen sind, muß dahingestellt bleiben (JACCARD, Struct. anat. de racines hypertendues. Rev. gén. de bot 1914, 25 bis, 359).

1) JACCARD, Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Lausanne-Genève 1919.

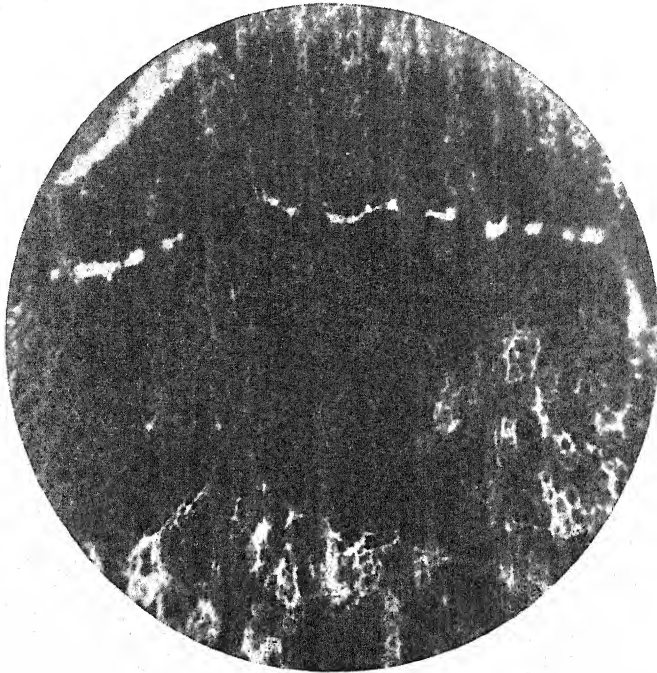


Fig. 263.

Mechanomorphosen: Dasselbe wie in Fig. 262, Querschnitt durch eine andere Stelle des Astes. Nach JACCARD.

mühungen, die auf mechanische Inanspruchnahme hin sich entwickelnden Gewebeanomalien einheitlich zu erklären, noch immer im Wege stehen. Die erklärende Formel zu finden, hindert uns offenbar noch die allzu geringe Einsicht in die Störungen, welche durch mechanischen Druck und Zug, durch Biegung und Belastung usw. der Ernährung der Gewebe und den zwischen ihnen bestehenden Korrelationen beigebracht werden. Ich begnüge mich damit, noch auf eine Membran- und Tüpfelanomalie hinzuweisen, die JACCARD an Tracheiden der Fichte unter dem Einfluß von mechanischem Zug auftreten sah (Fig. 264).

Die soeben bereits beklagten Mängel unserer Einsicht in die Wirkung der mechanischen Faktoren macht eine zutreffende Trennung der Mechanomorphosen von den durch Störung der Korrelationen (s. u. Abschnitt 5) bewirkten Gestaltungsprozesse unmöglich. Wir werden in dem ihnen gewidmeten Abschnitt nochmals auf die mit mechanischem Zug und Druck arbeitenden Experimente zurückkommen und müssen es dahingestellt sein lassen, ob viel-

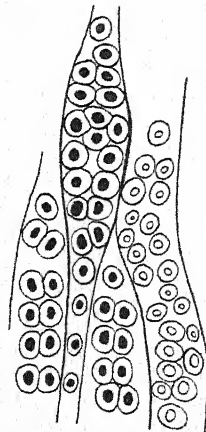


Fig. 264.

Mechanomorphose: Wirkung des mechanischen Zuges auf die Tracheiden einer Wurzel von *Picea excelsa*; die Hoftüpfel stehen in zwei oder mehr Reihen.

Nach JACCARD.

leicht schon manche der hier besprochenen Erscheinungen besser für das spätere Kapitel aufgespart geblieben wäre.

2. Wirkungen osmotischer Kräfte.

Alle Wirkungen des in den Zellen herrschenden osmotischen und ihres Turgordrucks auf die Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit der Zellen und Gewebe mögen als Osmomorphosen bezeichnet werden.

Abnorm hoher Turgordruck kommt zustande, wenn den Zellen von außen reichlichere Wassermengen zugeführt werden als unter normalen Umständen, wenn der normale Fortgang ihrer Wasserabgabe unterbrochen wird, oder wenn der osmotische Druck oder andere Faktoren in den Zellen sich derart ändern, daß diese von dem ihnen zur Verfügung stehenden Wasser mehr aufnehmen können als zuvor. Als wichtige Mittel, den Turgordruck zu steigern, haben wir unmittelbare Zufuhr von Wasser, Aufenthalt der Pflanzen in feuchter Atmosphäre und Behandlung mit anästhetischen Mitteln bei unseren früheren Erörterungen oft zu erwähnen gehabt.

Abnorme Steigerung des Turgordrucks vermag auf die Gestalt der Zellen in doppelter Weise zu wirken: durch die pralle Füllung mit Wasser werden die Zellwände gedehnt, und die Zelle „versucht“ sich abzurunden, soweit die Form der Zellulosehülle und der feste Verband mit ihrer Nachbarschaft es gestatten. Diese Wirkung ist reversibel und physikalisch restlos verständlich. Die osmotische Schwellung der Zellen kann so stark sein, daß diese sich hier und da voneinander lösen, und die Pflanzenorgane platzen (s. o. p. 361).

Wichtiger für uns ist, daß der gesteigerte Turgordruck das Wachstum der Zelle anzuregen, also irreversible Formveränderungen einzuleiten vermag. Dieselben Wirkungen, welche die osmotische Schwellung hat, kann auch das von dem abnorm hohen Turgordruck angeregte Wachstum haben, ja es können die nämlichen Wirkungen in noch viel höherem Maße sich zur Geltung bringen als auf dem zuerst erörterten Weg¹⁾.

Das durch abnorme Turgodruckerhöhung veranlaßte Wachstum zeigt oft die Kennzeichen reinen Streckungswachstums (s. o. p. 51 ff.).

Beispiele für abnormes Zellenwachstum nach Erhöhung des Turgordrucks liefern uns die mit anästhetischen Mitteln behandelten Fäden der *Spirogyra*: die Zellen geben ihre normale Zylinderform auf und schwellen zu tonnenförmigen Gebilden (s. o. p. 311) an. Eine sehr starke Deformation der Membran durch mechanische Dehnung würde zwar dieselben Tonnen entstehen lassen; gleichwohl nötigen uns das, was wir von der Dehnbarkeit der Zellenmembranen wissen, und mancher andere Umstand zu der Annahme, daß es sich um ein vom Turgordruck angeregtes Wachstum handelt, das an denjenigen Teilen der Zellhaut, welche am stärksten auf Zugspannung in Anspruch genommen sind, am stärksten sich betätigt. GERASSIMOFF hat gezeigt, daß die Deformation der Zylinder zu Tonnen nur erfolgt, wenn die Vorbedingungen zum Wachstum erfüllt sind; kernlose Zellen bleiben bei der Atherbehandlung unverändert bei

1) Über die Schwierigkeiten, die Wirkungen der osmotischen Schwellung von den schwachen Wachstums zu unterscheiden, vgl. FITTING, Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung der Blüten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1911, 49, 187). Wir beschränken uns im folgenden auf die Darlegung von Fällen, in welchen sehr kräftiges Wachstum sich betätigt.

ihrer Zylindergestalt¹⁾. Um dasselbe Phänomen handelt es sich bei dem Anschwellen der in künstlichen Kulturen gehaltenen und nicht normal beleuchteten Algen, deren Zellen BERTHOLD und TOBLER beschreiben²⁾ (*Pleonosporium Borreri*, *Antithamnion*), und deren Deformation sie auf mechanische Dehnung der Zellwand zurückführen wollen. Analoge Osmomorphosen normaler Art möchte ich in den tonnenförmigen Gebilden sehen, als welche sich die Oogonien von *Oedogonium* von den vegetativen Zellen unterscheiden. Das Längenwachstum der Rhizoiden reagiert deutlich auf die Höhe des in der umgebenden Flüssigkeit herrschenden osmotischen Druckes³⁾.

Die eingehendsten Untersuchungen hat FREUND der Frage gemidmet: die Zellen von *Oedogonium* betätigen um so stärkeres Streckungswachstum, je schwächer die Konzentration der Knopschen Nährlösung ist; bei 0,002 % wurden die Zellen in 7 Tagen 65,1 μ , bei 0,02 % 53 μ , bei 0,1 % 37 μ , bei 0,8 % 25,6 μ , bei 1 % 22,7 μ , lang⁴⁾.

Nicht anders als bei den niederen Pflanzen steht es bei den höheren: Steigerung des Turgordrucks führt auch bei ihnen zu Wachstum der Zellen.

Pflanzen, die an wasserreichen Lokalitäten wachsen, haben häufig größere, höhere Epidermiszellen als die an trockenen Standorten wachsenden, und die Vergrößerung der Epidermiszellen gibt diesen die vom Standpunkt der physiologischen Anatomie aus oft behandelte papillöse Form. Auch bei den Zellen anderer Gewebeformen sehen wir das Volumen mit der der Pflanze zur Verfügung stehenden Wassermenge innerhalb bescheidener Grenzen zunehmen.

Als Osmomorphosen sind die von RIEHM nach künstlicher Füllung der Interzellularräume mit Wasser beobachteten Wachstumserscheinungen⁵⁾, die nach Behandlung mit turgorsteigernden Gasen eintretenden Veränderungen⁶⁾ und namentlich auch die hyperhydrischen Gewebe zu nennen. Letztere gewähren dadurch noch ein besonderes Interesse, daß sie vorzugsweise durch Wachstum der Zellen in einer Richtung zustande kommen.

Wasserentziehung, Steigerung des osmotischen Druckes, Kultur in Lösungen hoher Konzentration und starker Wasserverlust durch Transpiration hemmen mehr oder weniger stark das Streckungswachstum der Zellen. Die Zellen der in hoch konzentrierten Lösungen kultivierten Pilze und Algen pflegen erheblich langsamer zu wachsen als in schwächeren Lösungen; der Rhythmus der Zellteilung wird derart beeinflusst, daß kleinere Zellen zustande kommen als in Medien geringen osmotischen Druckes. ARTARI⁷⁾ sah die Entwicklung des *Stichococcus bacillaris* in

1) GERASSIMOFF, Ätherkulturen von *Spirogyra* (Flora 1905, **94**, 79). Daß kernlose Zellen nicht grundsätzlich und bedingungslos vom Wachstum ausgeschlossen bleiben, hat WISSELINGH gezeigt (s. o. p. 328).

2) BERTHOLD, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, **13**, 569, 688); TOBLER, Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform (ibid. 1904, **39**, 527, 549; dort weitere Beispiele von Literaturangaben).

3) BUCHTIEN, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Equisetum* (Bibl. bot. 1887, **3**).

4) FREUND, H., D. Abhängigkeit d. Zelldimensionen v. Außenbeding. Versuche mit *Oedogonium pluviale* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1923, **41**, 245).

5) RIEHM, E., Beobachtungen an isolierten Blättern. Dissertation, Halle a. S. 1904.

6) Vgl. z. B. PURKYT, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Einfluß des Tabaksrauches auf Keimlinge (Anzeiger Akad. Wiss. Wien 1912, Nr. 17, 265).

7) Vgl. ARTARI, Der Einfluß der Konzentration der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen I (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **40**, 593) u. a.

Zuckerlösungen, die mehr als 5 % Traubenzucker oder 10 % Rohrzucker enthielten, sich allmählich verlangsamten und bei 25 % Trauben- oder 48 % Rohrzucker aufhören. Daß hierbei der osmotische Druck maßgebend ist, lehren die Unterschiede in der Wirkung des genannten Mono- und Disaccharids.

In vielen Fällen freilich wird es schwer sein, die physikalisch-osmotische Wirkung der Lösungen von den chemischen der in ihnen enthaltenen Stoffe zu trennen, namentlich dann, wenn es sich um Verbindungen handelt, die als Nährmaterialien und Energielieferer das meristische Wachstum zu fördern imstande sind oder andererseits Gifte sind und das Wachstum der Zellen durch ihre chemischen Qualitäten inhibieren können¹⁾.

Hemmung des Wachstums kombiniert sich, wie in anderen Fällen so auch bei den Osmomorphosen mit mancherlei weiteren Anomalien, mit abnorm orientierten Teilungen, abnormen Wandverdickungen, Auftreten mehrkerniger Zellen u. a.

Bei den höheren Pflanzen sind auch hier die Wirkungen im wesentlichen dieselben wie bei den niederen. Kultur an trockenen Standorten führt zu Hemmungen des Zellenwachstums und auch der Zellteilungen, zur Bildung dicker Membranen usw.²⁾.

Eine Erscheinung, die mit den hier geschilderten Osmomorphosen in einem noch nicht genügend erforschten Zusammenhang steht, ist die „halophile“ Ausbildung des Gewebes der Pflanzen, die in einem chlor-natriumreichen Substrat kultiviert werden. Auch Gewächse, die ihrem natürlichen Vorkommen nach nichts mit typischen Meerstrandbewohnern oder Halophyten zu tun haben, können ihnen durch Zuführung von NaCl ähnlich gemacht werden. Namentlich LESAGE hat an zahlreichen Arten Untersuchungen angestellt³⁾: die Gewebe werden dick und fleischig, die Zellen ihres Mesophylls vergrößern sich und nehmen Palisadenform an, die Interzellularräume werden reduziert; der Chlorophyllapparat der Zellen erfährt dabei deutliche Schädigungen und kann völliger Desorganisation anheimfallen. Vielleicht ist es die durch den NaCl-Gehalt verminderte Wasserdampfabgabe, welche an den mit Salzlösungen behandelten Versuchspflanzen hypertrophische Wachstumserscheinungen veranlaßt. Nicht alle Pflanzen reagieren übrigens in gleicher Weise: von 85 untersuchten Arten blieben 27 hinsichtlich ihrer Blattdicke unverändert, bei vier Arten führte die NaCl-Kur sogar zu einer Abnahme in der Blattdicke, während bei den übrigen 54 eine Zunahme zu konstatieren war⁴⁾. Die Streckung der

1) Vgl. namentlich LIVINGSTON, On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green algae (Bot. Gaz. 1900, **30**, 289).

2) Daß die von CAVARA beschriebenen histologischen Anomalien allein auf die gesteigerte Transpiration zurückzuführen seien, ist unwahrscheinlich (Alcune ricerche intorno all' azione del vento sullo sviluppo delle piante. Atti R. Accad. Sc. Napoli 1910, **49**, 70). — Über den osmotischen Druck, der in den Zellen der Alpenpflanzen herrscht, vgl. MAIVE & GATIN, Déterminations cryoscop. effectuées s. des sucs vég. Compar. d'espèces de montagne avec les mêmes esp. de plaine (C. R. Assoc. franç. avanc. sc. 1911, 492; cf. Bot. Zentralbl. 1913, **122**, 6).

3) LESAGE, P., Rech. expér. sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes (Rev. gén. de bot. 1890, **2**, 54); BOODLE, Succulent leaves in the wale-flower (*Cheiranthus Cheiri* L.) (New Phytol. 1904, **3**, 39). LESAGE, P., Plantes salées et période des anomalies (C. R. Acad. Sc. Paris 1921, **172**, 82).

4) Auch PETHYBRIDGE sah die NaCl-Pflanzen in der Entwicklung gehemmt werden (Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanzen. Dissertation, Göttingen 1899).

Mesophyllzellen, die zu Palisadenformen führt, macht, ebenso wie die Reduktion des Chlorophyllapparates, die Gewebe der NaCl-Pflanzen den hyperhydrischen ähnlich, so daß ich sie auch ätiologisch für vergleichbar mit diesen halten möchte.

Bei Kultur unter Wasser erzielte AUG. KRAUS¹⁾ Keimlinge mit „fleischigen“ Blättern (*Helianthus*, *Lepidium sativum*), die aus abnorm großen Zellen sich zusammensetzten. „Karnosität“ erzielte ferner VESQUE²⁾ nicht nur durch Kultur bei abnorm hohen Temperaturen, sondern auch durch abwechselndes Begießen seiner Versuchspflanzen mit 5- oder 2,5% iger Nährlösung und destilliertem Wasser. — Inwieweit das „Fleischigwerden“ der Blätter bei Kultur der Pflanzen in unvorteilhaften Nährlösungen³⁾ in diesem Zusammenhang genannt werden darf, muß noch fraglich bleiben.

Die Betrachtung der experimentell erzielbaren Form der Sukkulenz führt uns zu der einiger Gallen, die hinsichtlich ihrer Zellformen nicht geringe Übereinstimmung mit den Versuchsobjekten LESAGES und den hyperhydrischen Geweben aufweisen. Die Produkte des *Oligotrophus Solmsii* (auf *Viburnum lantana*), die Fenstergallen des Bergahorns u. a.⁴⁾ bestehen aus palisadenartig gestreckten Mesophyllzellen, die sich freilich von den bei NaCl-Pflanzen und hyperhydrischen Geweben gefundenen höchst auffällig durch ihren sehr reichlichen Zytoplasmagehalt unterscheiden. Gleichwohl ist die Möglichkeit zu erwägen, daß wenigstens die Vorgänge des Zellenwachstums auch bei der Entstehung der genannten Gallen auf ähnliche Faktoren zurückzuführen sind wie die früher genannten Osmomorphosen. Weitere Beispiele der Übereinstimmung zwischen hyperhydrischen Geweben und den durch Hypertrophie zustande kommenden Gallen liefern uns viele Erineumgallen; die Schlauchzellen, die an der Innenseite des unreifen Perikarps von *Pisum sativum* u. a. entstehen, stimmen in der Form durchaus mit den Erineumhaaren überein, die *Eriophyes tiliae* entstehen läßt, und unterscheiden sich im wesentlichen von diesen nur dadurch, daß sie gelegentlich Teilungen erfahren, während bei den Erineumhaaren auf die Kernteilung keine Querwandbildung folgt. Daß die Perikarpintumescenzen hinter den Gallenhaaren an Plasmareichtum nicht wesentlich zurückbleiben, geht aus unseren früheren Mitteilungen (s. o. p. 67) bereits hervor.

Eine weitere Form von Osmomorphosen sind diejenigen Bildungen, deren Entstehung weniger durch die Höhe des in den Zellen herrschenden Druckes, sondern durch den Wechsel im Turgordruck bedingt wird. Hierher rechne ich die oben (p. 297) eingehend geschilderten Wachstumsanomalien, die an Wurzelhaaren und anderen ähnlichen Zellenformen durch Behandlung mit heterotonischen Lösungen hervorgerufen werden können. Wir haben bereits im vorangehenden Kapitel eingehend die Mannigfaltigkeit der Formen geschildert, welche die wachsenden Spitzen der Wurzelhaare usw. annehmen können. Eben dieselben Formen finden wir bei den Intumescenzen mancher

1) KRAUS, A., Beiträge zur Kenntnis der Keimung und ersten Entwicklung von Landpflanzen unter Wasser. Dissertation, Kiel 1901.

2) VESQUE, Sur l. causes et sur l. limites des variations de structure des vég. (Ann. agron., **9**, 481 und **10**, 14; vgl. Bot. Zentralbl. 1884, **13**, 259).

3) NOBBE, Über die physiologische Funktion des Chlors in den Pflanzen (Landwirtschaftl. Versuchsstat. 1865, **7**, 371); NOBBE, SCHRÖDER und ERDMANN, Über die organische Leistung des Kaliums in den Pflanzen (Ibid. 1871, **13**, 321); FRANK Krankh. d. Pfl. 2. Aufl., 1895, **1**, 288.

4) KÜSTER, Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911, 263.

Leguminosenperikarpe wieder und in charakteristischer artkonstanter Weise auch bei manchen Erineen (s. o. Fig. 151, 153 u. 154); wahrscheinlich handelt es sich auch in den beiden letztgenannten Fällen um Schwankungen im Turgor- bzw. osmotischen Druck der Zellen, die dieses Mal nicht durch einen Wechsel der in der Außenwelt verwirklichten, sondern durch innere Bedingungen zustande kommen. —

Analoga aus der Normalanatomie liefert z. B. das Myzel des *Leptomitus*.

* * *

Über die Möglichkeit einer neuen Wirkungsweise des Wassergehalts der Zellen auf die Vorgänge der Gewebedifferenzierung hat SIMON¹⁾ sich geäußert. Er beobachtete, daß

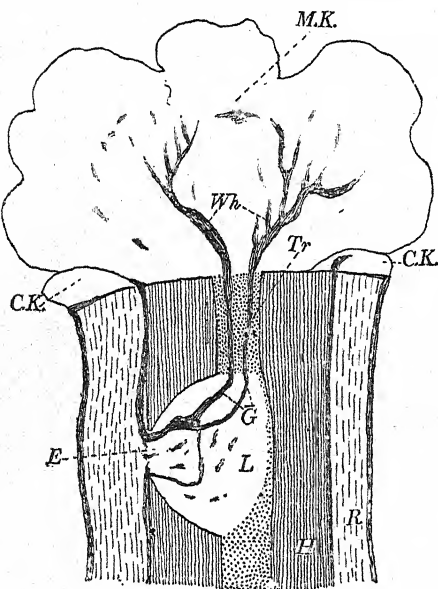


Fig. 265.

Osmomorphose. Längsschnitt durch einen Pappelsteckling mit Markkallus. *R* Rinde, *H* Holz, *L* Bohrloch, *E* Kommunikation des Kallus mit dem Kambium, *M.K.* Markkallus. *CK* Reste des Kambiumkallus, *Wh* Wundholz, *Tr* Tracheidenstränge, *G* Gefäßstränge.

Nach SIMON.

an einem Pappelsteckling durch ständiges Zurückschneiden des Kambialkallus der aus dem Mark entstehende Kallus in seiner Entwicklung sehr gefördert werden konnte (Fig. 265). Eine besondere Versuchsanstellung „gestattete nun aufs klarste, die Entwicklung der Anschlußbahnen für die Sprosse des Markkallus oder des dort befindlichen Wundholzes an die jüngsten Gefäße des Stecklings zu verfolgen. Zu diesem Zwecke wurden an den betreffenden Stecklingen einige Millimeter von der Wundfläche entfernt eine horizontale, bis auf das Mark gehende Röhre angebohrt, welche sich in der Folge schnell mit Kallus füllte. Die Verbindung des Markkallus mit dem in diesem Kallus entstandenen Wundholz erfolgte nun durch Gefäßstränge, welche ihren Weg durch das sonst völlig untätige Mark hindurchnahmen“. Hierfür hat SIMON vermutungsweise folgende Erklärung gegeben:

„Sehr bald nach der Verletzung wird sich in dem Gewebe oberhalb der Durchtrennungsstelle ein Wassermangel fühlbar machen, da der ihn durchziehende Gefäßstrang kein Wasser mehr abgeben kann. . . . Dagegen ist im unteren Sproßteil hinreichend Wasser vorhanden, denn von dem angeschnittenen apikalen Bündelende aus wird nach erfolgter Schließung der Wundstelle durch Kallusgewebe und dem hierdurch bedingten Aufhören des Blutens das Wasser in die umgebenden Gewebe gepreßt. Vorausgesetzt nun, daß diese letzteren Gewebe aus gleich

1) SIMON, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, 26, 364, 393).

durchlässigen Parenchymzellen bestehen, muß von dem Bündelende her ein ziemlich gleichmäßiger Wasserabfall in diesem Gewebe zustande kommen. Dieses Wassergefälle wird sich allmählich auch an dem basalen Bündelende bemerkbar machen, welches inzwischen infolge innerer Bedingungen mit der Neubildung von Gefäßzellen begonnen hat. Auf diese Neubildungstätigkeit könnte die Wasserverteilung als Reiz nun insofern einwirken, als von den dem Bündelende anliegenden Zellen immer nur diejenigen zu Trachëiden bzw. Tracheen umgewandelt werden, welche den größten Wassergehalt besitzen. Ebenso werden auch diese Zellen am ehesten zur weiteren Teilungstätigkeit angeregt. So kommt es allmählich zur Bildung eines Gefäßstranges, welcher sich dem Wassergefälle entgegenschiebt, bis die den größten Wassergehalt aufweisenden, dem apikalen Bündelende anliegenden Zellen erreicht sind. Es läge demnach hier eine Reizwirkung vor, welche mit den Tropismen, speziell dem Hydrotropismus zu vergleichen wäre.“

Ob SIMON mit dieser Theorie der Wahrheit nahe gekommen ist oder nicht, muß unentschieden bleiben. Vermutlich sind bei der Entstehung der von ihm beschriebenen Strukturen ähnliche oder dieselben Agentien wirksam wie bei der in Blattspreiten vor sich gehenden Regeneration des Gefäßbündelnetzes (s. o. p. 180 und Fig. 120), bei der Bildung transversal verlaufender Gefäße und Siebröhren, die NEEFF nach Verwundung entstehen sah (Fig. 85), und vielleicht auch bei der sekundären Verstärkung der bereits vorhandenen Leitbündel, von welchen bei Besprechung der „Aktivitäts-hyperplasien“ die Rede sein wird.

Ich möchte hier der Anastomosen gedenken, die zwischen den trachealen Gewebsanteilen der Wurzeln oder Sprosse gelegentlich gefunden werden, ohne daß die Untersuchung der abnorm entwickelten Stücke irgendwelche Anhaltspunkte zur Beurteilung der die Anomalien hervorruufenden Faktoren gäbe. Die Wurzeln von *Polygala senega*, deren Stele, wie bekannt, von mächtigen Parenchymsektoren wechselnder Breite zerschnitten wird, interessieren uns insofern, als diese Sektoren gar nicht selten von tangential verlaufenden Reihen trachealer Elemente durchzogen werden; noch auffälliger sind die Strukturanomalien in den Sprossen der *Aristolochia siphon*, deren Markstrahlen manchmal von tracheal differenzierten, meist ganz kurzgliedrigen Zellenbändern durchzogen werden. In beiden Fällen kommen Xylemgruppen, deren Fasern senkrecht zueinander orientiert sind, zur Entwicklung — Anomalien, die uns bereits bei Behandlung des Wundholzes und der Rindenknollen als Produkte ganz anders gearteter histogenetischer Prozesse begegnet sind (Fig. 92).

3. Wirkungen chemischer Kräfte.

Alle Gestaltungs- und Differenzierungsprozesse, die wir an Zellen oder Geweben wahrnehmen, sind chemische Umwandlungsprozesse, und in zweifellos sehr vielen Fällen werden in der Kausalkette, die mit Gestaltungs- oder Differenzierungsvorgängen schließt, auch chemische Umwandlungen als Zwischenglieder der endlichen Reaktion vorausgehen.

Als Chemomorphosen sollen nur diejenigen Morphosen bezeichnet werden, bei welchen die Wirkung eines chemischen Stoffes oder bestimmter

Stoffgemische den determinierenden Faktor eines Gestaltungs- oder Differenzierungsvorganges ausmacht¹⁾.

Auch hier ist mit dem Geständnis zu beginnen, daß die kausale Analyse derjenigen Prozesse, die mit mehr oder minder großer Wahrscheinlichkeit in der nachfolgend behandelten Gruppe aufzunehmen sind, noch sehr unvollkommen ist, und die Zusammenstellung, die hier gegeben werden soll, in mehr als einem Punkte auf Hypothesen beruht. Und selbst in denjenigen Fällen, in welchen wir mit Sicherheit oder einem befriedigenden Grad von Wahrscheinlichkeit bestimmte Gestaltungsvorgänge als Chemomorphosen im oben erläuterten Sinne anzusprechen in der Lage sind, bleibt es unklar, ob der den Ausschlag gebende Stoff eine Reizwirkung auslöst, indem er das Plasma zu diesen oder jenen Leistungen anregt, — oder ob durch ihn die physiologische Wirkung anderer wirksamer Stoffe und Stoffgruppen in andere Bahnen gelenkt wird, oder ob noch kompliziertere Wirkungsweisen vorliegen.

Daß durch Zuführung chemischer Stoffe zur lebenden Zelle Stoffwechselvorgänge der verschiedensten Art in dieser möglich gemacht werden, ist eine Wirkung, die mehr den Physiologen als den Anatomen beschäftigt.

Für diesen kommen nur die durch chemische Agentien angeregten und bedingten chemischen Leistungen der Zelle in Betracht, welche bei der mikroskopischen Untersuchung eines Pflanzenorganes ohne weiteres erkannt werden und das histologische Bild charakteristisch beeinflussen können.

Hierher gehört vor allem die Anthokyanbildung.

Über ihre Ätiologie sind wir relativ gut unterrichtet. Wenn sie auch nach Eingriffen der verschiedensten Art — nach Zufuhr von Zucker, nach Verwundung, nach Infektion durch pflanzliche oder tierische Parasiten, nach allzu intensiver Belichtung, nach Frost oder nach Störungen anderer Art²⁾

1) Wollte man auch die realisierenden Wirkungen (s. o.) chemischer Stoffe bei der Umgrenzung des Begriffs der Chemomorphosen einbegreifen, so käme man dazu, „die ganze Entwicklung und Gestaltung des Organismus als eine Chemomorphose“ zu bezeichnen (PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1904, 2, 133).

2) Aus der sehr umfangreichen Literatur über Anthokyanbildung kann ich hier nur einige Proben geben. Anthokyanbildung nach unmittelbarer Zuckerezufuhr von außen: OVERTON, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, 33, 171); MOLLIARD, Action morphogénique de quelq. subst. organiques sur les végétaux supérieurs (Rev. gén. de bot. 1907, 19, 242); — nach Nährstoffstauung (Anthokyanbildung nach Unterbrechung der Leitungsbahnen vorzugsweise oberhalb der Verwundungs- oder Knickungsstelle): MOLISCH, Blattgrün und Blumenblau (Vorträge d. Ver. z. Verbreitung naturwiss. Kenntn. Wien 1890, 30, 27; s. auch MOLISCH, Pflanzenphysiol. als Theorie d. Gärtnerei, 4. Aufl., 1921, 85); LINSBAUER, Einige Bemerkungen über Anthokyanbildung (Österr. bot. Zeitschr. 1901, 51, 1); KÜSTER, 1. Aufl., 1903, 58 (Blätter von *Saxifraga ligulata*); BUSCALIONI & TRINCHIERI, Sulla coloraz. delle foglie della *Photinia serrulata* LINDL. (Malpighia 1907, 20); COMBES, Production d'anthoc. sous l'infl. de décortications annulaires (Bull. soc. bot. France 1909, 9, 227); Rapports entre les composés hydrocarb. et la formation de l'anthocyane (Ann. sc. nat. bot. sér. 9, 1909, 9, 275); — nach Infektion durch Parasiten: KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911; — nach Belichtung: BATALIN (Acta horti petropol. 1879); SCHELL, Über Pigmentbildung in den Wurzeln einiger *Salix*-Arten (95. Naturforsch.-Vers. Kasan, russisch; vgl. JUST, Jahresber. 1877, 5, 562); LINSBAUER, L., Über photochemische Induktion bei der Anthokyanbildung (WIESNER-Festschrift 1908, 421); MIRANDE, M., s. la formation d'anthocyanine sous l'infl. de la lumière dans les écailles des bulbes de certains lis (C. R. Acad. Sc. Paris 1922, 175, 429; vgl. auch ibid. 175, 496); — nach Einwirkung niederer Temperaturen:

— sich einzustellen vermag, so ist doch in allen Fällen der kausale Zusammenhang der Pigmentbildung mit besonders hohem Zuckergehalt erwiesen oder doch wenigstens sehr wahrscheinlich¹⁾. —

Auf die Wirkungen, die bestimmte Stoffe auf die chemischen Leistungen der Zellen haben, wird man namentlich auch dann aufmerksam werden, wenn bei Abwesenheit der wirksamen Stoffe bestimmte Prozesse unmöglich werden.

Das bekannteste Beispiel ist die Chlorose, die Folge von Eisenmangel, über die alle Lehrbücher der Botanik Auskunft geben. Auch J-Mangel ruft Chlorose hervor (LOEW), desgleichen S- (MAZÉ) oder Mg-Mangel (MANULI); Mn hemmt die normale Wirkung gleichzeitig vorhandenen Eisens²⁾ u. s. f.

Giftwirkungen vermögen auch die von den Zellen höherer Pflanzen gelieferten Stoffwechselprodukte hervorzurufen. Als Wirkungen derartiger Stoffe sind Symptome der Mosaikkrankheit, überhaupt der „enzymatischen“ Krankheiten, der Fleckenpanaschierung u. a. zu betrachten; von den strukturellen Symptomen der Krankheiten war oben zu berichten (p. 14 ff.). An den Bastarden *Rubus insularis* \times *polyanthemus* beobachtete LIDFORSS³⁾ Blattflecken und lokale Stärkeanhäufungen, die TISCHLER mit der Wirkung der auch von JOST für Bastardpflanzen angenommenen giftigen Stoffwechselprodukte in Zusammenhang bringt⁴⁾, und die durch ihre hemmende Wirkung auf die Entwicklung der Geschlechtsorgane auch Einfluß auf die Gestaltungsvorgänge der Pflanzen zu bekommen scheinen.

Eingehend werden wir die gestaltenden Wirkungen chemischer Agentien zu erörtern haben, bzw. diejenigen Gestaltungsreaktionen, die wir mit großer Wahrscheinlichkeit auf die determinierende Wirkung chemischer Stoffe zurückführen dürfen. Diese vorsichtige Formulierung wird sich schon durch den Umstand empfehlen, daß die meisten der wirksamen Stoffe, auf die wir eine große Reihe von Gestaltungsreaktionen — zunächst vermutungsweise — zurückzuführen das Recht haben, uns ihrer chemischen Natur nach nicht bekannt sind, und daß sie nicht vom Laboratorium, sondern von den Organismen selbst geliefert werden, und ihre Gewinnung,

OVERTON, a. a. O.; COMBES, a. a. O.; SWART, Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Jena 1914; — nach starker Transpiration: EBERHARDT, Infl. de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la struct. des pl. (Ann. sc. nat. bot. sér. 8, 1903, **18**, 114, 135); MOLISCH, a. a. O., 1921, 86. — Inwieweit auch die durch Nährstoffmangel erzeugte Anthokyanbildung dem allgemeinen Gesetz sich einordnet (vgl. z. B. die N- oder P-armen Kulturen von SUZUKI, On the formation of anthokyan in the stalk of barley. Bull. coll. Agricult. Tokyo 1906—1908, **7**, 29), mag dahingestellt bleiben. Daß verschiedene Teile der Blätter unter gleichen Bedingungen sich hinsichtlich der Anthozyanbildung verschieden verhalten, hat TH. LIPPMAN gezeigt (Üb. d. Parallelismus im Auftreten d. Karotine u. Anthozyanine in vegetat. Pflanzenorganen, Sitzungsber. d. Naturf. Ges. Dorpat 1924, **30**, 58; vgl. Botan. Zentralbl. 1924, **4**, 282). — Vgl. auch die bei CZAPEK zusammengestellten Literaturangaben (Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl., 1913, **1**, 591 ff.).

1) COMBES, a. a. O. 1909.

2) Literatur z. B. bei CZAPEK, Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl. **1**, 555. Über „Manganchlorose“ vgl. RIPPEL, Über die durch Mn verursachte Eisenchlorose bei grünen Pfl. (Biochem. Ztsch. 1923, **140**, 375).

3) LIDFORSS, Studie öfver artbildningen inom släktet *Rubus* (Ark. f. Bot. 1905, **4**, Nr. 6).

4) JOST, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 3. Aufl., 1913, 515; TISCHLER, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen (Arch. f. Zellforschung 1908, **1**, 13, 114).

Untersuchung und willkürliche Anwendung im Experiment der Forschung noch viele ungelöste Aufgaben stellen.

*

*

*

Die Erkenntnis, daß in geeigneten künstlichen oder natürlichen Nährlösungen die Summe aller zur normalen Ontogenese gehörenden histogenetischen Prozesse sich abspielt, könnte zu der Meinung verführen, daß durch Verwendung unvollständig zusammengesetzter Nährlösungen und durch Studium der an den Versuchspflanzen wahrgenommenen Ausfallerscheinungen Einsicht in die spezifischen Wirkungsweisen der einzelnen Elemente gewonnen werden könnte. Die Lehre von den physiologisch balanzierten Lösungen hat jedoch erkennen lassen, daß die Wirkung von Elektrolytgemischen nach anderen Gesichtspunkten zu beurteilen ist.

Sehr schwer zu analysieren ist die Wirkung von Stoffgemengen, die bei verschiedenem Mischungsverhältnis ihrer Anteile verschieden wirken. Die Lehre von den physiologisch-balanzierten Lösungen wird vielleicht imstande sein, die Erforschung dieser Gruppe von Chemomorphosen zu fördern. PETHYBRIDGE, GERNECK u. a. haben untersucht, bei welcher Mischung der Nährlösung die Zellwände der Endodermis und anderer Zellen sich am stärksten verdicken¹⁾. VAGELER²⁾ konnte zeigen, daß verschiedenartige Mischung der Nährstoffe auf die histologische Zusammensetzung der Organe zu wirken vermag; er geht so weit, den Bestandteilen der Nährlösung spezifische Wirkungen auf die Histogenese, dem P fördernden Einfluß auf die Ausbildung der Stützgewebe, dem N die entgegengesetzte Wirkung zuzuschreiben usw. — eine Lehre, welche die in Elektrolytmischungen sich betätigenden Wirkungen allzu sehr unterschätzt. COMÈRE³⁾ hat gefunden, daß in unvollständigen (N-freien) Nährlösungen die Zygosporen von *Cosmarium punctulatum* keine Stacheln entwickeln.

Daß chemische Verbindungen von bestimmter Konstitution auf bestimmte Zellenorgane deutlich wirken und sie zerstören können, war oben (p. 376) gelegentlich der durch chemische Behandlung blepharoplastenfrei gewordenen Trypanosomen zu erwähnen. —

In diesem Zusammenhang möchte ich noch der KLEBSschen Theorie gedenken, nach welcher das in den Zellen verwirklichte Verhältnis zwischen Mineralbestandteilen, insbesondere den N-Verbindungen, und den Assimilaten auf die Gestaltungsprozesse der Pflanze von großer Bedeutung sei und namentlich auch über das Zustandekommen von Blüten entscheide. Auch auf die Gewebebildung, die normale wie die abnorme, haben nach KLEBS diese Verhältnisse Einfluß: weiltumiges Frühholz bilden die Kambiumzellen im Frühjahr, d. h. zu der Zeit, zu welcher nach KLEBS Wasser und Nährsalze ihnen reichlich zugeführt werden. „Die jungen, lebhaft wachsenden und atmenden Blätter sind bei der Steigerung des gesamten

1) DASSONVILLE, Action des sels sur la forme et la structure des végétaux (Rev. gén. 1896, **8**, 284; 1898, **10**, 15); PETHYBRIDGE, Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung anorganischer Salze usw. Dissertation, Göttingen 1899; GERNECK, Über die Bedeutung anorganischer Salze für die Entwicklung und den Bau der höheren Pflanzen. Dissertation, Göttingen 1902; dort weitere Literaturangaben; KISSEL, Der Bau des Gramineenhalmes unter dem Einflusse verschiedener Düngung. Dissertation, Gießen 1906; CZAPEK, Biochemie der Pflanzen 2. Aufl., 1913, **1**, 217.

2) VAGELER, Untersuchungen über den morphologischen Einfluß der Düngung auf die Kartoffel (Journ. f. Landwirtschaft. 1907, **55**, 193).

3) COMÈRE, Variations morphologiques du *Cosmarium punctulatum* (Bull. soc. bot. France 1907, **54**, XLII).

Stoffwechsels wesentlich beteiligt. Allmählich können sie auch lösliche C-Assimilate dem Kambium zuführen. Bei steigender Lichtmenge im Frühlommer nimmt die C-Assimilation der Laubblätter zu, es wird der große Überschuß von ihnen in die Rinde und dem Holz abgelagert. In dem Maße, wie die C-Assimilation überwiegt, müssen sich die Wachstumsbedingungen für das Kambium ändern; es bildet Holzelemente, die langsam den Charakter des Spätholzes annehmen. Schließlich wird die holz-bildende Tätigkeit durch das Übermaß der Speicherung lahmgelegt¹⁾. Mag die Theorie für die Histogenese derjenigen Hölzer, in welchen nur im Frühjahr weitleumige Elemente entstehen, diskutabel erscheinen, so vermag sie denjenigen gegenüber, in welchen sich während einer Vegetationsperiode der Rhythmus von weitleumigen (gefäßreichen) und englumigen (gefäßarmen) Schichten mehrere oder viele Male wiederholt, ohne Zuhilfenahme von umständlichen Hilfhypothesen nichts zu erklären.

Bei Besprechung der Jugend- und Folgeformen werden wir auf die Wirkungen zurückkommen, die dem Verhältnis der Assimilate zu den Nährsalzen von KLEBS und anderen Forschern beigemessen worden sind. —

Welchen Einfluß die Reaktion des Zellsaftes auf das Leben der Pflanze hat, ist bekannt. Bestimmte Wachstumsvorgänge der Zellen und Gewebe mit dem Wirken freier H-Ionen in Verbindung zu bringen, hat WEHMER versucht. der durch eigene Beobachtungen an *Aspergillus* wie die früheren Mitteilungen über blasenartige Riesenzellen des *Mucor* (Fig. 200) zu der Meinung geführt wurde, daß freie Säuren die Entstehung besonders weitleumiger Zellen fördern²⁾. Eine ähnliche Wirkungsweise der Wasserstoff-Ionen sah WEHMER in den besonders großen Zellen saurer Früchte und der ebenfalls sehr sauren Gallen.

Neuerdings sind von anderen Beobachtungen her Beziehungen zwischen H-Ionen und Histogenese erschlossen worden. Nachdem die Lehre von SÖRENSENS Wasserstoffexponenten P_H für die verschiedensten Zweige der Physiologie fruchtbar geworden war, konnte es nicht fehlen, daß auch für die entwicklungsmechanische Pflanzenanatomie das neue Prinzip nutzbar gemacht wurde. PRIESTLEY und PEARSALL³⁾ bringen die Entstehung eiweißreicher meristematischer Zellen mit den Wirkungen des isoelektrischen Punktes in Beziehung, der für den physikalischen Zustand des Eiweißinhaltes der Zellen das Maximum von Instabilität bedeutet: wie das zwischen Xylem und Phloem liegende Kambium, so liege auch das Korkkambium etwa in der Mitte eines Gefälles der H-Ionenkonzentration. Ob nicht zunächst noch viele Vorfragen hinsichtlich der Wirkung des isoelektrischen Punktes auf Leben und Betätigung der Pflanzenzelle zu erledigen sein werden, bevor zur Behandlung der von PRIESTLEY aufgeworfenen Frage geschritten werden darf, mag dahingestellt bleiben⁴⁾.

* * *

1) KLEBS, Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche (Abhandl. Heidelberger Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl. 1914, Abh. 3, 88, 89).

2) WEHMER, Übergang älterer Vegetationen v. *Aspergillus fumigatus* in „Riesenzellen“ unter Wirkung angehäufter Säure (Ber. d. D. Bot. Ges. 1913, 31, 257).

3) PEARSALL, H. & PRIESTLEY, J. H., Meristematic tissues and protein isoelectr. points (New Phytol. 1923, 22, 185); vgl. auch WEBER, FR., Theorie d. Meristem-bildung (Die Naturwissensch. 1924, 2, 289).

4) Vgl. ROBBINS, W. J., An isoelectric point for plant tissues and its significance (Americ. Journ. of bot. 1923, 10, 412); ROBBINS, W. J., Isoelectric points for the mycel. of fungi (Journ. gen. Phys. 1924, 6, 259); vgl. auch PFEIFFER, Zur exper. Anat. d. Trennungsgewebe (Ber. d. D. Bot. Ges. 1924, 42, 291).

Großes Gewicht legt v. SCHRENK auf den Chemomorphosencharakter der von ihm erzeugten Gewebsneubildungen.

Besprüht man *Brassica oleracea* mit Kupfersalzlösungen — z. B. Kupferchlorid — so entstehen, wie v. SCHRENK gezeigt hat, an den von den giftigen Lösungen getroffenen Stellen „intumescences formed as a result of chemical stimulation“¹⁾. Chemomorphosen dürfen aber in diesen Gebilden (vgl. Fig. 266) keinesfalls gesehen werden. Wie ich gezeigt habe²⁾, sind die von dem genannten Forscher erzeugten Wucherungen nichts anderes als Kallusgewebe, das an denjenigen Stellen in Form eng umgrenzter Polster sich entwickelt, an welchen durch Tötung der oberflächlichen Zellschichten ein Trauma zustande gekommen ist. Die chemischen Qualitäten der v. SCHRENK angewandten Stoffe haben auf die Qualität der wuchernden Gewebe keinen Einfluß; die von ihm beschriebenen Neubildungen unterscheiden sich in keinem Punkte von derjenigen, die man nach lokaler Verletzung (kleine Stichwunden mit Bürstenborsten) entstehen sieht, und sind durchaus mit denjenigen Wucherungen gleichzusetzen, die HABERLANDT nach Bepinselung der Blätter von *Conocephalus ovatus* mit Sublimatlösungen an denjenigen Stellen hervorstachen sah, an welchen die Giftlösung die Hydathoden des Blattes zugrunde gerichtet hatte³⁾. Wir kommen auf HABERLANDTs Beobachtungen noch in anderem Zusammenhange zurück.

In meinen Versuchen stimmte das Verhalten der gekupferten und der nicht gekupferten verwundeten Kohlblätter so weitgehend überein, daß eine wachstumsfördernde Wirkung des Cu anzunehmen dem genannten Objekt gegenüber keine Veranlassung vorliegt. Für andere Objekte und Stoffe ist eine solche bereits mehrfach in Anspruch genommen worden. Nach SILBERBERG läßt sich durch Zinksulfat $\left(\frac{n}{12} - \frac{n}{14}\right)$ die Entwicklung von Kallus und Wundkork (Kartoffelknolle) fördern⁴⁾, und POPOFF teilt mit, daß an Mohrrübenscheiben ein besonders kräftiger Kallus

1) v. SCHRENK, Intumescences formed as a result of chemical stimulation (Missouri botan. garden 1905, 125).

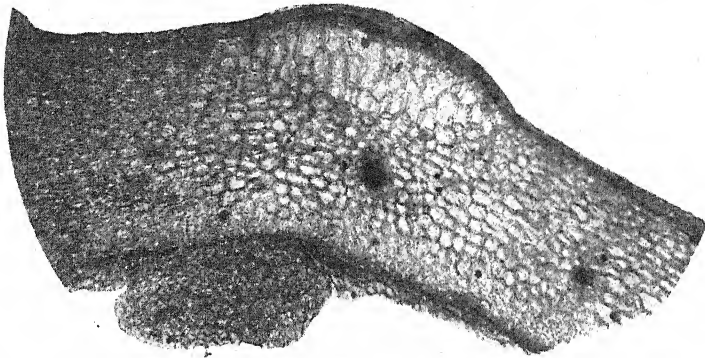
2) KÜSTER, Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumescenzen (Flora 1906, 96, 527, 434). — In demselben Sinne hat sich auch MARX auf Grund ihrer Versuche mit Ammoniumkupfer ausgesprochen (Über Intumescenzbildung an Laubblättern infolge von Giftwirkung. Österr. bot. Zeitschr. 1911, Nr. 2/3); die Verfasserin nennt die an den vergifteten Stellen entstehenden Wucherungen Intumescenzen und teilt mit, daß sie nur bei hinreichend hohem Dampfgehalt der Luft entstehen. Daß zwischen Wundgeweben und Intumescenzen auf Grund ihrer histologischen Charaktere nicht scharf zu unterscheiden sein kann, geht aus den früher gegebenen Schilderungen hervor. Im Sinne v. SCHRENKS kommt ROSEN auf die Kupferspray-Bildungen zurück; derselbe erwähnt auch die durch Diastasespray an Kohl erzeugten ähnlichen Bildungen. Daß der von ihm gezogene Vergleich mit Gallen nicht statthaft ist, geht aus dem oben Gesagten hervor; einen grundsätzlichen Unterschied den Gallen gegenüber sieht ROSEN darin, daß am Punkte stärkster Wirkung maximales Wachstum nach Cu-Behandlung stattfindet, während bei den Gallen erst in einigem Abstand von jenem Punkte das stärkste Wachstum sich betätigt; s. ROSEN, K. R., Developm. of *Phylloxera rostratrix* leaf gall (Americ. journ. of bot. 1916, 3, 337). — Daß die von SCHILLING durch Paraffinbehandlung erzeugten Gewebeneubildungen (a. a. O. 1915, s. o. p. 51 Anm. 1) keine Chemomorphosen darstellen, ist von dem genannten Autor nachdrücklich hervor-
gehoben worden.

3) HABERLANDT, Über experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs bei *Conocephalus ovatus* TRÉC. (Festschr. f. SCHWENDENER 1899, 104).

4) SILBERBERG, B., Stimulation of storage tissues of higher plants by zinc sulphate (Bull. Torr. bot. Club 1909, 36, 489).

entsteht, wenn die Objekte, 10–50 Minuten lang mit 8‰ MgCl_2 + 12‰ MnSO_4 oder 7‰ MgCl_2 + 14‰ MgSO_4 vorbehandelt, nach der „Stimulierung“ mit Leitungswasser gewaschen werden¹⁾. Entsprechende Resultate bekamen BLUMENTHAL und MEYER mit 1‰ Milchsäure auf

a



b

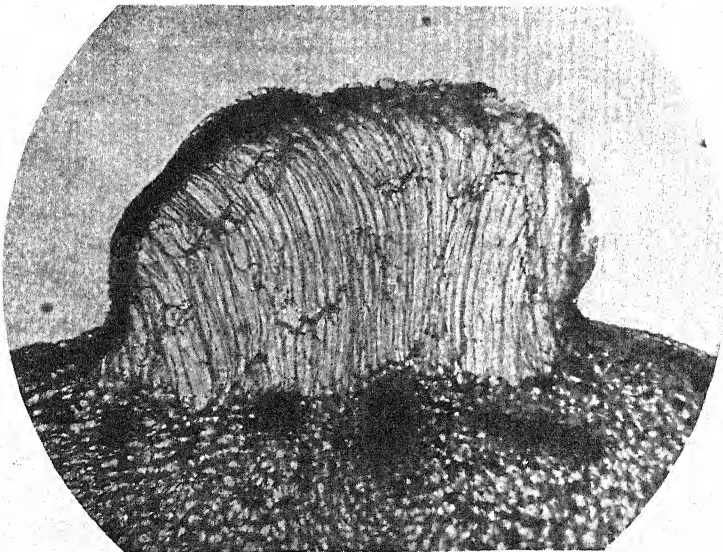


Fig. 266.

Kallusbildung nach Behandlung mit giftigen Lösungen. Auf den Blättern von *Brassica oleracea* haben sich an denjenigen Stellen, an welchen Tröpfchen einer Kupfersulfatlösung auf das Blatt niedergefallen waren und die obersten Gewebelagen zerstört hatten, Kalluspolster gebildet: a und b verschiedene Stadien der Wucherungen²⁾.

1) POPOFF, Zellstimulationsforschungen 1924, 1, 107 ff.
2) Nach Präparaten des Herrn G. YAMADA.

Daucus-Rüben¹⁾; die Wucherungen gehen weit über das Maß spontan entstehender Kalluswülste hinaus und erinnern durchaus an die von *Bacillus tumefaciens* erzeugten „Tumoren“. SMITH injizierte seinen Objekten (hohle Achsen von *Ricinus* u. a.) die verschiedenartigsten Stoffe und beschreibt die in großer Zahl von ihm erzeugten Gewebewucherungen, darunter auch die Verdoppelung des Leitbündelkreises, die uns bereits von den Wundgeweben her bekannt ist (vgl. oben Fig. 88); die Mannigfaltigkeit der angewandten und wirksamen Stoffe führte auch SMITH bereits zu der Vermutung, daß nichtspezifische chemische Reize im Spiele sein möchten²⁾.

PETRI hat mit *Vitis* gearbeitet und diese mit vielen Substanzen erfolglos geimpft; nach Injektion von 0,2% Natriumglykolat sah er allerdings Wucherungen entstehen. Inwieweit diese mit Kalluswucherungen gleichzusetzen sind, oder ob eine spezifische chemische Anregung bei ihrer Entstehung im Spiele sein mag, muß ich dahingestellt sein lassen³⁾.

Auch NĚMEC berichtet über positive Injektionsversuche: Einführung von Fettsäuren führte zur Bildung „protoplasmatischer“ Wucherungen⁴⁾. Eigene Versuche, durch Fettsäure und fettsäure Salze an Pflanzen verschiedener Art ähnliche Wucherungen zu erzeugen, waren bisher resultatlos.

* *

Gegenüber der unbefriedigenden Ausbeute an Ergebnissen, welche die mit künstlich erzeugbaren Chemomorphosen der Pflanzen beschäftigten Forscher aufzuweisen vermögen, und in Anbetracht der Tatsache, daß allem Anschein bisher nach keine Substanzen zu finden waren, welche spezifisch gebaute Wucherungen am Pflanzenkörper zu erzeugen imstande sind, gewinnen die Gallen der Pflanzen und ihre Ätiologie besondere Bedeutung.

So lange, wie überhaupt nach den Ursachen der Gallenbildung gefragt und geforscht worden ist, hat man die Entstehung der Gallen mit chemischen Stoffen, die der gallenerzeugende Parasit liefert, in Verbindung zu bringen versucht⁵⁾.

Demgegenüber ist zu betonen, daß bei sehr vielen Gallen zu einer solchen Annahme keinerlei Nötigung vorliegt; das gilt vor allem für die organoiden Gallen, deren Formen auch durch traumatische Störungen oder durch Anomalien in der Ernährung experimentell mehr oder minder leicht

1) BLUMENTHAL & MEYER, P., Über durch Acidum lacticum erzeugte Tumoren auf Mohrrübenscheiben (Zeitschr. f. Krebsforschung 1924, **21**, 250).

2) SMITH, E. FR., Mechanism of tumor growth in crown-gall (Journ. agric. research 1917, **8**, 165). Auch SMITH arbeitete im Sinne SCHRENKS (s. o.) mit *Brassica*-Blättern und mit ähnlichem Erfolge wie dieser (vgl. z. B. SMITH a. a. O. 1917, Tab. 48, 62 u. a.) und spricht von den durch chemische Behandlung erzeugten Intumescenzen.

3) PETRI, L., Sulla produz. sperim. di iperplasia nelle piante (Rendic. Acad. Lincei [5] **22**, 2 sem., 509; vgl. Zentralbl. f. Bakteriologie, Abt. II, 1923, **53**, 164).

4) NĚMEC, B., Pflanzengeschwülste u. ihre Bezieh. zu d. tierischen Geschwülsten (Lékařské Rozhledy Prag Odděl. imun. af serol. 1913, 481, Tschechisch, mir nur aus Ref. bekannt; vgl. Botan. Zentralbl. 1913, **123**, 409 und Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1923, **53**, 164).

5) MALPIGHI, Anatome plantarum 1675, 1679; Literaturangaben über die Ätiologie der Gallen z. B. bei KÜSTER, Die Gallen d. Pfl. 1911, 249 ff. und WINKLER, Untersuchungen über Pflanzengallbildungen 1912, **1**, 76 ff.

hervorgerufen werden können, ohne daß es dazu besonderer, von fremden Organismen gelieferter Stoffe bedürfte¹⁾.

Bei der kausalen Erklärung der organoiden Gallen werden somit dieselben Faktoren in Rechnung zu ziehen sein, durch welche die ihnen ähnlichen oder gleichen organoiden Mißbildungen nichtparasitären Ursprungs hervorgerufen werden, und für deren kausale Erklärung keinesfalls spezifische chemische Beeinflussungen durch die Außenwelt in Anspruch zu nehmen Veranlassung vorliegt.

An zahlreichen Objekten ist dargetan worden, daß dauernde Einwirkung der Parasiten erforderlich ist, wenn die Galle ihre Reife erreichen soll. Es bedarf also einer vom Zezidozoon ausgehenden fortgesetzten Reizung. Einfachen Gallenbildungen gegenüber scheint die Annahme zulässig, daß die durch dauernde Reizung der infizierten Pflanzenteile veranlaßte Überernährung bereits ausreicht, um die Entstehung einer Gallenwucherung zu erklären²⁾.

Anders steht es mit denjenigen Gallen, die wir oben als prosoplasmatistische bezeichnet haben. Die Mannigfaltigkeit und die Eigenart ihrer Formen und Strukturen, die Konstanz der Eigenschaften, welche die von der nämlichen Parasitenart erzeugten Gallenindividuen aufweisen, und viele andere Beobachtungen lassen sich zurzeit durch keine Annahme besser erklären als durch die, daß die Parasiten durch spezifische Stoffe auf das lebende Zellenmaterial ihres Wirts wirken, und daß die Qualität der an den Pflanzen beobachteten Reizreaktionen und die große Mannigfaltigkeit der — selbst an derselben Wirtsspezies entstehenden — Zezidien durch die unterschiedlichen Eigenschaften der von den Parasiten produzierten Stoffe bestimmt werden.

Wenn die prosoplasmatistischen Gallen an dieser Stelle unter den Chemomorphosen behandelt werden, so geschieht es freilich nicht auf Grund irgendwelcher experimenteller Nachweise; alle Bemühungen, künstlich durch Zuführung irgendwelcher Stoffe an Pflanzen gallenähnliche Bildungen hervorzurufen, sind bisher fehlgeschlagen. Vielmehr soll damit nur ausgedrückt werden, daß nach dem jetzigen Stand unseres Wissens von der Zezidogenese die chemische Theorie vielen Gallenformen gegenüber diejenige ist, für welche die meisten Argumente sprechen. Gleichzeitig muß hervorgehoben werden, daß selbst bei eben jenen die chemische Theorie nicht alle histogenetischen Teilprozesse des Gallenwerdegangs erklären soll, daß sich bei ihnen vielmehr die Erscheinungen, welche nach unserer Auffassung die Annahme chemischer Reize fordern, mit solchen kombinieren, die z. B. ätiologisch durch den der Gallenbildung³⁾ vorausgehenden Verwundungsreiz bereits befriedigend erklärt werden.

Hierbei muß es vorläufig durchaus unentschieden bleiben, ob wir uns die wirksamen Stoffe enzymartig vorstellen⁴⁾, oder welche chemischen

1) Vgl. KÜSTER, Über organoide Gallen (Biol. Zentralbl. 1910, **30**, 116).

2) Vgl. z. B. GIESENHAGEN, K., Entwicklungsgesch. einer Milbengalle an *Nephrolepis biserrata* SCHOTT. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1919, **58**, 66).

3) Vgl. besonders MAGNUS, W., Die Entstehung der Pflanzengallen, verursacht durch Hymenopteren. Jena 1914. — Über die Gallen als Traumatomorphosen vgl. KÜSTER, a. a. O. 1911, 264ff.

4) BEYERINCK (Üb. d. Zezidium v. *Nematus capreae* auf *Salix amygdalina*, Bot. Zeitg., Abt. I, 1888, **46**, 1) spricht von Wuchsenzymen; den Gedanken, daß es sich um Fermente handeln könnte, hat MOLLARD (Rech. physiol. sur les galls. Rev. gén. de bot. 1913, **25**, 225) eingehend diskutiert.

Charaktere überhaupt wir bei ihnen vermuten sollen — und ferner, wie man sich die Wirkung der Stoffe auf das Protoplasma der von ihnen betroffenen Zellen zu denken hat. Die chemische Theorie der Gallenbildung nimmt zunächst nur an, daß spezifische, von den Parasiten gelieferte Stoffe die Ausbildung der spezifischen Charaktere der Gallen bewirken¹⁾.

Jede Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsanomalie ist nicht anders denn als Reaktion der Pflanze auf eine Stoffwechselanomalie, eine „Ernährungsstörung“ der Zellen im weitesten Sinne des Wortes verständlich. Die prosoplasmatischen Gallen und alle Anomalien, die als Chemomorphosen erklärt werden sollen, setzen derartige (zunächst nicht näher analysierbare) Störungen voraus, die durch irgendwelche von außen zugeführte fremde Stoffe bewirkt werden. Daß die chemischen Charaktere der Stoffe auf die Art der durch sie bedingten Stoffwechselstörungen maßgebenden Einfluß haben können, ist eine Annahme, die keine Schwierigkeiten machen dürfte, und durch die uns die erstaunliche Mannigfaltigkeit der auf einheitlichem Substrat erzeugten Gallen verständlich gemacht wird.

Nach BEYERINCKs späteren Äußerungen liefert das Gallentier keine Enzyme, sondern „Enzymsubstrate“, die von den Enzymen der Wirtspflanze verändert werden²⁾. —

Die wichtigsten Beobachtungen, welche zusammen mit den soeben vorgetragenen theoretischen Erwägungen für die chemische Theorie der Genese vieler Gallen, insbesondere der prosoplasmatischen, sprechen, sind vor allem folgende.

BEYERINCK³⁾ hat festgestellt, daß die weidenbewohnenden Pontanien (Tenthrediniden) zusammen mit dem Ei ein Tröpfchen Sekret in die Wunde gelangen lassen, die die Gallenmutter dem Blatte des Gallenwirts beibringt. Unterbleibt die Eiablage, so erweist sich der von dem Tier eingebrachte Sekretröpfchen bereits imstande, Gallenbildung anzuregen; die eilosen Gallen unterscheiden sich von den normalen eiführenden allerdings durch ihre geringe Größe. So lange es nicht gelingt, *Pontania*-Gallen bzw. ihnen ähnliche Gebilde durch Verwundungsreize irgendwelcher Art an *Salix*-Blättern hervorzurufen — alle Bemühungen, die hierauf verwandt worden sind, waren bisher resultatlos —, bleibt nichts anderes übrig, als in dem von dem Gallentier gelieferten Stoffe das entscheidend wirksame Agens zu suchen. In demselben Sinne wird die andere Beobachtung BEYERINCKs zu deuten sein, daß an den Weidenblättern auch nach Abtötung der eingebrachten *Pontania*-Eier an den Infektionsstellen kleine Gallen entstehen können⁴⁾.

1) Auf eine Reihe von Modifikationen, welcher die chemische Theorie besonderen Gallbildungen gegenüber vielleicht bedarf, macht WINKLER, a. a. O. 1912, 86 aufmerksam. Vgl. auch W. MAGNUS (a. a. O. 1914), welcher bei der Erklärung der Zezidogenese auf die zwischen den Zellen des Gallenwirts und des Parasiten bestehenden Wechselwirkungen — die ihrerseits ebenfalls chemischer Natur sein dürften und mit den spezifischen Eigentümlichkeiten im Chemismus der verschiedenen Zezidozoen wechseln — besonderes Gewicht legt.

2) BEYERINCK, M. W., The enzyme theory of heredity (Verh. Kon. Akad. Wetensch., Amsterdam 1917, 19, 1275).

3) BEYERINCK, a. a. O. 1888. — W. MAGNUS (a. a. O. 1914, 62) hat neuerdings BEYERINCKs Beobachtungen bestätigen können.

4) Auch für Gallen anderer Art ist ermittelt worden, daß Auswanderung, gewaltsame Entfernung oder Tod des Zezidozoons die weitere Entwicklung und Fertigstellung der Galle sistieren (KÜSTER, a. a. O. 1911, 314).

Entschließen wir uns dazu, die Wirkung spezifischer Stoffe, die das Muttertier, das Ei oder der junge Gallenbewohner liefert, auch bei der Entstehung prosoplasmatischer Gallen anderer Art vorauszusetzen, so gewinnen wir die Möglichkeit, die bekannte Mannigfaltigkeit der an dem nämlichen Gallenwirt entstehenden Zezidien durch eine entsprechende Mannigfaltigkeit in der Beschaffenheit der zezidogenen Stoffe und ihrer Wirkungen auf das lebende Gallenwirtsplasma uns verständlich zu machen. —

Viele Einzelheiten aus der Histogenese der Gallen lassen sich durch die Annahme erklären, daß die wirksamen hypothetischen Stoffe von der Infektionsstelle aus sich verbreiten.

Namentlich bei den jugendlichen Stadien vieler Gallen ist deutlich erkennbar, daß an der Infektionsstelle selbst die Wachstumsreaktionen des Gallenwirts gering bleiben, daß in größerem Abstand von ihr kräftigeres Wachstum eintritt, und in noch größerem die Intensität der Zellenproduktion wieder abnimmt. Der Querschnitt durch jugendliche Umwallungsgallen gibt mit seinem Umriss gleichsam ein Kurvenbild, das die Intensität der Zellenproliferation in verschiedenen Abständen von der Infektionsstelle veranschaulicht (s. o. Fig. 131, 141, 162).

An der Linde beobachten wir, daß bei der Bildung des von *Eriophyes tiliae* erzeugten Erineums nicht nur die von den Milben besiedelte Unterseite der Blätter, sondern auch die entsprechenden Areale der Oberseite zur Haarbildung angeregt werden (vgl. Fig. 153). An manchen Bäumen und an manchen Fundplätzen ist diese Verdoppelung des Haarrasens eine bei sämtlichen Infektionsstellen sich wiederholende Erscheinung, während an anderen Fundorten man nach ihr vergebens sucht. Oftmals sind die an der Oberseite der Blätter auftretenden Haare merklich kleiner als die der Infektionsstelle selbst entsprossenen. Die Tatsache, daß auch die Zellen der nicht unmittelbar affizierten Blattoberseite Haare liefern, lehrt, daß der von den Parasiten ausgehende Reiz durch die ganze Dicke des Blattes sich zu verbreiten vermag¹⁾. Offenbar kann er die Masse des Blattes in beiden Richtungen gleich gut durchwandern; denn wenn gelegentlich die Oberseite der Wirtsblätter von den Gallmilben infiziert wird, so erfolgt die geschilderte Bildung eines zweiten Haarrasens auf der Unterseite. Dieselbe Erscheinung tritt auch an anderen Wirtspflanzen auf [z. B. an *Rubus Grembii*?²⁾]. Auch sie wird am besten verständlich bei der Annahme eines von den Parasiten gelieferten Giftstoffes, der von Zelle zu Zelle zu wandern vermag, und der nur die Epidermiszellen zu den bekannten charakteristischen Wachstumsleistungen anzuregen imstande ist.

Solche „Fernwirkungen“ der zezidogenen Stoffe, durch welche Zellen, die in ansehnlichem Abstände von den Infektionsstellen liegen, nicht nur zu Wachstumsreaktionen, sondern zu ganz spezifischen, für die betreffende Gallenform charakteristischen Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsleistungen angeregt werden, sind bei den Gallen außerordentlich weit verbreitet und gestatten die Annahme, daß die hypothetischen zezidi-

1) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 297. Zezidolog. Mitteil. III (Flora 1925, 118/119, 339).

2) Löw, Über neue und schon bekannte Phytotoxezidien (Verhandl. zool.-bot. Ges., Wien 1885, 35, 451, 453); KÜSTER, a. a. O. 1911, 288.

dogenen Substanzen wasserlöslich und von Zelle zu Zelle zu wandern imstande sind¹⁾. —

Der Wunsch, auf experimentellem Wege die Zezidogenese klären zu helfen, hat bereits viele Forscher veranlaßt, Lösungen von Stoffen der verschiedensten Art in Pflanzenorgane zu injizieren; die Hoffnung, nach diesem Verfahren gallenähnliche Gebilde entstehen zu sehen, sind bisher sämtlich fehlgeschlagen²⁾, — selbst dann, wenn von den gallenerzeugenden Parasiten selbst auf irgendeinem Wege Stoffe entnommen wurden, ließen sich bei vielen Versuchen keine positiven Ergebnisse erzielen³⁾. BEYERINCK bediente sich des Giftblaseninhaltes lebender Tenthrediniden und injizierte ihn in die Gallenwirte, deren Gewebe, wie wir vorhin hörten, bei der Bimpfung mit demselben Sekret durch das Gallenmuttertier selbst auch dann zur Gallenbildung angeregt wird, wenn kein Ei in die Pflanze geschoben wird; auch diese Versuche waren ergebnislos⁴⁾.

Der erste, welcher mit den vom Zezidozoon selbst gewonnenen Stoffen „Gallen“ hervorrief, ist LABOULBÈNE⁵⁾, der Stücke getöteter Larven implantierte oder die Pflanzen mit Wasser behandelte, in dem Zezidozoon gewaschen worden waren. Nachprüfung steht noch aus.

MOLLIARD zerrieb Larven von *Aulax papaveris* (s. o. p. 195) und führte das Filtrat in *Papaver*-Fruchtknoten ein; es entstanden Wucherungen, die MOLLIARD mit Gallen vergleicht; doch muß dahingestellt bleiben, ob die entstandenen Wucherungen nicht ebensogut oder besser als Kallusgewebe bezeichnet werden dürfen. Derselbe Forscher hat bereits früher⁶⁾ versucht, durch Behandlung der Leguminosenwurzeln mit den Stoffwechselprodukten des *Rhizobium radicum* die Pflanzenorgane zur Hyperplasie anzuregen⁷⁾; als „künstliche“ Gallen oder auch nur als gallenähnlich wage ich aber die von ihm beschriebenen Strukturanomalien nicht zu bezeichnen, so daß auch seine Resultate an dem bisherigen Stand der Frage nach meiner Meinung nichts zu ändern vermögen.

1) KÜSTER, a. a. O. 1911, 284. Vgl. auch JOST, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. 1913, 437; WINKLER, a. a. O. 1912, 84 ff.

2) Vgl. z. B. KNY, Über künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamme der Dikotylen (Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1877, 189); CÔRNU, Étude s. la *Phylloxera vastatrix* (Mém. prés. par div. savants à l'Acad. d. Sc., Paris 1878, 26); KÜSTENMACHER, Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, 26, 82). Vgl. ferner die oben S. 446 ff. zusammengestellte Literatur.

3) STRASBURGER, Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung (Biol. Zentralbl. 1900, 22, 657, 722); MAGNUS, W., Experimentell-morphologische Untersuchungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, 21, 129).

4) BEYERINCK, a. a. O. 1888.

5) LABOULBÈNE, Essai d'une théorie s. la production des diverses galls végét. (C. R. Acad. Sc., Paris 1892, 114, 720).

6) MOLLIARD, M., Production artific. d'une galle (C. R. Acad. Sc., Paris 1917, 165, 160).

7) MOLLIARD, Action hypertrophique des produits élaborés par le *Rhizobium radicum* BEYR. (C. R. Acad. Sc., Paris 1912, 155, 1531); Recherches physiologiques sur les galls (Rev. gén. de bot. 1913, 25, 225); die Produkte des *Rhizobium* sind keine prosoplasmatischen Gallen und mit ihren wenig charakteristischen Strukturverhältnissen den durch nichtparasitäre Einflüsse hervorgerufenen Gewebeanomalien — auch den nach Verwundung entstehenden — mehr oder minder ähnlich. MOLLIARD teilt mit, daß die radiale Streckung der Rindenzellen, die durch die Anwendung der filtrierten Kulturflüssigkeiten veranlaßt wird, auf thermolabile Stoffe zurückzuführen ist; sie unterbleibt bei Verwendung abgekochter Flüssigkeit. — Es ist anzunehmen, daß auch die Stoffwechselprodukte mancher anderer Mikroorganismen dieselbe Wirkung auf die Wurzeln der Leguminosen haben.

Dasselbe gilt für die Ergebnisse GERHARDTS, der an den Stielen der Pyramidenpappel durch Trauma, Auftragen von Zucker, Höllenstein, Kanadabalsam, Zezidozenbrei zwar Krümmungen und Drehungen, aber niemals die spezifischen Hyperplasien der *Spirotheca*-Galle zu erzeugen vermochte¹⁾.

Alle Bemühungen, Gallen künstlich hervorzurufen, sind bisher gescheitert oder haben zu Resultaten geführt, deren Beurteilung bei der großen Ähnlichkeit vieler Gallenbildungen mit Wundgeweben zur Vorsicht mahnen und Wiederholung der Versuche anregen: wenigstens gilt dieser Satz für die uns hier in erster Linie interessierenden prosoplasmatischen Gallen. Daß durch andere Eingriffe, die nichts mit Zuführung fremder chemischer Agentien zu tun haben, an vielen Wirtspflanzen und ohne besondere Schwierigkeiten Gebilde hervorgerufen werden können, welche den organoiden Gallen in allen wesentlichen Punkten ähnlich sind, ja sogar ihnen bis zum Verwechseln gleichen, war schon zu erwähnen. Auch viele histioide kataplasmatische Gallen lassen sich experimentell „nachahmen“, — ich meine diejenigen, welche die Qualitäten der Wundgewebe haben.

Bei der Behandlung der Korrelationen und ihrer für die pathologische Anatomie der Pflanzen wichtigen Wirkungen wird auf die Zezidogenese nochmals zurückzukommen sein.

4. Wirkungen strahlender Energie.

Licht, Wärme, Röntgen- und Radiumstrahlen haben auf die Ausbildung der pflanzlichen Gewebe, insbesondere auf die für die pathologische Anatomie in Betracht kommenden Strukturen wenig Einfluß.

Über die Wirkungen des Lichtes auf die Gestaltung kleiner, aus wenigen Zellen bestehender Organismen hat KLEBS Untersuchungen angestellt. An Farnprothallien [*Pteris longifolia* u. a.²⁾] ließ sich feststellen, daß je nach dem Grade der Belichtung langgestreckte Zellen, kurzellige Fäden, flächenförmige Gebilde und schließlich sogar Zellenkörper entstehen. Strahlen verschiedener Wellenlänge rufen verschiedene Prothalliumformen hervor: in rotem Licht entstehen langgestreckte Zellen (s. o. p. 45); nur wenn Kohlenstoffassimilation möglich ist, kommt es zur Flächenbildung. In blauem Licht erfahren die Zellen viele Teilungen; es kommt — unter Umständen sofort nach der Keimung — zu Flächenbildung. Offenbar kombiniert sich bei den Wirkungen des Lichtes auf die Prozesse des Wachstums und der Gestaltung eine „trophische“, die mit der Bildung der Assimilationsprodukte Hand in Hand geht — und eine „blastische“, die mit diesen nichts zu tun hat, und welche KLEBS auf die Entstehung eines Katalysators zurückführt³⁾.

Höheren Pflanzen gegenüber stößt solche Ermittlung und Analyse der Wirkungen des Lichtes auf kaum überwindbare Schwierigkeiten; die Wirkung des Lichtes auf den Turgordruck, auf die Transpiration und vieles andere wird es schwer machen, diejenigen Wirkungen zu ermitteln, die als blastische und als trophische Wirkungen des Lichtes anzusprechen sind.

1) GERHARDT, K., Üb. d. Entwicklung d. Spirallockengalle v. *Pemphigus spirotheca* an d. Pyramidenpappel (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1922, **32**, 177).

2) KLEBS, G., Zur Entwicklungsphysiol. d. Farnprothallien (Sitzungsber. Akad. Heidelberg 1916, 4. Abh., 1917, 3. u. 7. Abh.).

GROSGLIKS Annahme¹⁾, daß sich durch direkte Bewirkung des Lichtes in Blättern Palisaden hervorrufen ließen — auch da, wo normalerweise solche fehlen (Unterseite der Jugendformblätter von *Eucalyptus* u. a.) —, veranlaßte GÖBEL²⁾ zu einer Reihe von Versuchen, die negativ ausfielen.

Daß Lichtstrahlen richtend auf die Entwicklung gestreckter Zellenformen wie der Palisaden wirken können, hat LIESE für das Mesophyll einiger klinophototropischer Blätter (*Anthurium regale*, *Begonia Liminghi* u. a.) nachgewiesen; LIESE nimmt an, daß die Palisaden phototropisch sind und mit gleitendem Wachstum die vom Lichte geforderte Richtung annehmen³⁾.

Von den Erscheinungen, die bei Lichtabschluß an niederen und höheren Pflanzen wahrnehmbar werden, war namentlich bei Behandlung des Etiolements (s. o. p. 40ff) bereits die Rede.

Es ist nichts davon bekannt, daß Wärmestrahlen irgendwelche dieser Energieform eigentümliche Wirkungen auf die Gewebeentwicklung hätten. Um so größer ist die Bedeutung bestimmter Temperaturgrade als Voraussetzung für Leben und Wachstum überhaupt und der Einfluß erhöhter Temperatur auch auf diejenigen Prozesse, welche kausal mit der Gewebebildung aufs engste verbunden sind, namentlich auf die Transpiration, den Transpirationsstrom, die Ernährung der von ihm durchströmten Zellen und Gewebe.

Daß die bei verschiedenen Temperaturgraden betätigten Wachstums- und Gestaltungsprozesse sich nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ unterscheiden können, zeigen KLEBS' Kulturerfahrungen an Algen⁴⁾; VÖCHTING teilt mit, daß „Marjolin“-Kartoffeln bei niedriger Temperatur (6—7°) nur Knollen, bei höherer typische Laubsprosse entwickeln⁵⁾.

Welche Unsicherheit in der Beurteilung der Röntgenstrahlen auf die Entwicklung von Pflanzen herrscht, ist bekannt⁶⁾. Daß Röntgenstrahlen auf die Schnelligkeit des Wachstums Einfluß gewinnen können, ist festgestellt, ebenso ihr zerstörender Einfluß auf Plasma und Zellkern. Von formativen Wirkungen ist nichts bekannt: mehrkernige Zellen, wie sie KOMURO beschreibt⁷⁾, treten nicht nur nach Röntgenstrahlung, sondern auch nach schädigenden Einflüssen verschiedenster anderer Art auf. HERZFELD beschreibt *Leptobryum*-Pflanzen, die durch Röntgenbestrahlung den

1) GROSGLIK, L., ÜB. d. Einfl. d. Lichtes auf d. Entwickl. d. Assimilationsgewebes (Botan. Zentralbl. 1884, **20**, 374).

2) GÖBEL, Organographie d. Pfl., 2. Aufl., 1913, **1**, 495.

3) LIESE, J., ÜB. d. Einfl. d. Lichttrichtung auf d. Orientierung d. Assimilationszellen (Beitr. z. allg. Bot. 1922, **2**). Analoge Annahmen von PICK, H., ÜB. d. Einfl. d. Lichtes auf d. Gestalt u. Orientierung d. Zellen d. Assimilationsgewebes (Botan. Zentralbl. 1882, **11**, 400) haben sich nicht als zutreffend erwiesen; vgl. HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanat. 6. Aufl., 1924, 269 ff.

4) KLEBS, Die Beding. d. Fortpfl. bei einigen Algen u. Pilzen 1896.

5) VÖCHTING, ÜB. d. Keimung d. Kartoffelknollen (Botan. Zeitg., Abt. I, 1902, **60**, 87).

6) Zusammenstellung der bisherigen Ergebnisse bei KÖRNICKE, M., Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Pfl. (Handb. d. gesamten medizin. Anwend. d. Elektrizität einschl. d. Röntgenlehre, Teil II, 1922, **3**, 157).

7) KOMURO, H., Prelim. note on the cells of *Vicia faba* modified by Röntgen rays a. their resemblance to tumor cells (Bot. Mag. Tokyo 1922, **36**, 41; vgl. Botan. Zentralbl. 1923, **2**, 293).

Charakter von Hochalpengewächsen annahmen (dichte Beblätterung, Trichombildungen); zur Beurteilung der hierbei wirksamen Faktoren reichen die vorliegenden Mitteilungen¹⁾ noch nicht aus.

Von der Wirkung der Radiumstrahlen läßt sich für die pathologische Pflanzenanatomie ebenfalls nur wenig berichten.

Bei *Antirrhinum* konnten durch Radiumbestrahlung der Samen Pflanzen mit verschiedenen Anomalien gewonnen werden: sektoriale Streifigkeit der Blätter, Hörnchenbildungen auf den Spreiten²⁾.

Mit Radium- und Röntgenstrahlen, mit elektrischen Kräften und mit ultravioletten Strahlen hat PIROVANO in der Weise gearbeitet, daß er den Pollen seiner Versuchspflanzen dem strahlenden Agens aussetzte. Die Nachkommenschaft zeigte allerhand Mutationen. Leider gibt PIROVANO über ihre anatomischen Abweichungen von der Norm nichts an³⁾.

Über eine neue Gruppe unsichtbarer Strahlen hat GURWITSCH jüngst einige Mitteilungen gegeben. Dieser Autor nimmt an, daß von bestimmten Zellen und Zellengruppen des Tier- wie Pflanzenkörpers Kräfte ausgehen, welche Mitosen hervorrufen; seine Theorie spricht von Strahlenbündeln, die z. B. von der Spitze wachsender Wurzeln ausgehen und nicht nur im Innern lebender Gewebe, sondern auch außerhalb derselben im Raum sich fortpflanzen können, derart, daß man durch eine Wurzelspitze in einer anderen ihr hinreichend genäherten Wurzel Mitosen induzieren kann⁴⁾. — Die bisher vorliegenden Publikationen über diesen „ganz eigenartigen, höchstwahrscheinlich oszillatorischen Prozeß“ lassen es ausreichend erscheinen, wenn auf diese wenig überzeugenden Mutmaßungen, gegen welche so viele Beobachtungen der normalen und pathologischen Histogenese sprechen, in Kürze hingewiesen wird.

5. Wirkungen der Korrelationen.

„Unter Korrelation⁵⁾ versteht man ein ‚wechselseitiges oder auch einseitiges Abhängigkeitsverhältnis‘, das zwischen gewissen organischen Einheiten oder zwischen Funktionen der Organismen in der Weise besteht, daß eine bestimmte Veränderung in der einen organischen Einheit

1) HERZFELD, H., Die Wirkung v. Röntgenstrahlen auf ein Moos (Österr. Bot. Zeitschr. 1923, **72**, 188).

2) STEIN, E., Üb. d. Einfl. v. Radiumbestrahlung auf *Antirrhinum* (Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1922, **29**, 1).

3) PIROVANO, A., La mutazione elettrica delle specie botaniche e la disciplina dell' eredità nell' ibridazione, Milano 1922. — ALEXANDROV prüfte an *Bryonia* „wie die innere Blattstruktur einer Pflanze sich ändert, wenn die ableitenden Ströme wegfallen, die durch die Tätigkeit der Blätter an einem in der Blattschale entspringenden Zweige entstehen“. ALEXANDROV findet, daß Blätter, in deren Achseln aus irgendwelchem Grunde die Bildung des Seitenzweiges ausbleibt, eine andere Struktur annehmen als seitenzweigtragende und behauptet, daß der Ausfall ableitender Ströme es sei, der den Geweben eine geförderte Entwicklung gestattet. (W. G. ALEXANDROV, Üb. d. Änderungen in d. Charakter d. Schwammparenchyms d. Blattes unter d. Einwirkung d. ableit. Ströme, Ber. d. D. Bot. Ges. 1924, **42**, 400).

4) GURWITSCH, A., Die Natur des spezifischen Erregers der Zellteilung (Arch. f. mikrosk. Anatomie u. Entw.-Mech. 1923, **100**, 11). WEBER, FR., Biolog. Strahlen (Umschau 1924, **28**, 316).

5) RHUMBLER, Korrelation (Handwörterb. d. Naturwiss. 1912, **2**, 731); vgl. ferner z. B. GÖBEL, Organographie, 1. Auflage 1898, **1**, 177 ff., dort weitere Literaturangaben; Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen 1908, 70 ff.; PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1904, **2**, 195.

oder in einer Funktion auch gleichzeitig zu einer bestimmten Änderung in einer anderen Einheit oder in einer anderen Funktion führt.“ Uns interessieren nur die gestaltenden Wirkungen der Korrelationen.

Um die Wirkungen, die der Teil eines Ganzen auf die anderen Teile oder manche von ihnen hat, zu ermitteln, hat man bestimmte Teile entfernt und hat aus dem Verhalten der anderen auf die Wirkung des resezierten Teiles geschlossen. Oder man hat einzelnen Teilen die Möglichkeit zum Wachsen, zum Ausüben ihrer Funktionen und Wirkungen durch Eingipsen, durch Verdunkelung u. a. genommen und wiederum aus dem Verhalten der anderen Teile oder des Gesamtorganismus auf die Korrelationen Schlüsse zu gewinnen versucht.

Es kann keine Frage sein, daß die Entwicklung der Gewebe von Korrelationen ebenso abhängig ist wie die der Organe; es werden nicht nur dann, wenn die Entwicklung eines Organs auf korrelativem Wege beeinflußt wird, auch an seinen Geweben die Wirkungen sich bemerkbar machen können, sondern auch die Gewebe eines und desselben Organs, ja auch die Zelle des nämlichen Gewebes und die Teile einer Zelle beeinflussen sich gegenseitig in ihrer Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit.

Darüber, durch welche Agentien diese Beeinflussungen erreicht werden, sind wir freilich zurzeit sehr wenig unterrichtet. Die Schwierigkeiten, die der Erforschung der Korrelationen im Wege stehen, sind offenbar für den Anatomen noch größer als für den experimentell arbeitenden Morphologen; denn die Methoden des letzteren kann bei der Kleinheit der in Frage kommenden Teile der Anatom nicht immer ohne weiteres übernehmen, und operative Eingriffe, durch die kleinere oder größere Anteile entfernt werden sollen, üben auf Zelle und Gewebe in sehr fühlbarer Weise auch noch andere Wirkungen aus als diejenigen, die durch den Fortfall oder die beabsichtigten Störungen der Korrelationen bedingt werden. Nicht ohne Erfolg hat man versucht, auf dem Wege der Plasmolyse die Zellen physiologisch voneinander zu trennen und aus ihrem Verhalten nach der Isolierung auf die Wirkung der zwischen ihnen normalerweise bestehenden Korrelationen zu schließen¹⁾.

Sicher ist, daß Zellen, die im festen Gewebeverband nebeneinander liegen, sich mechanisch beeinflussen; mit der Beseitigung einer Zelle wird von ihren lebendigen Nachbarinnen der Druck genommen, den jene auf diese ausübte: die turgeszenten Zellen wölben sich in die entstandene Lücke vor. Ebenso wirken bereits Tod und Turgorverlust des Plasmaleibes auf die überlebenden Nachbarinnen — vorausgesetzt, daß die Membran der toten Zelle nicht zu widerstandsfähig ist, als daß sie durch den Turgordruck der Nachbarzellen deformiert werden könnte. Noch mit anderen physikalisch leicht verständlichen Korrelationen, namentlich mit denjenigen, die nach den Gesetzen der Diosmose durch Wasseraustausch seitens benachbarter Zellen zustande kommen, darf mit Sicherheit gerechnet werden.

Dazu kommen die chemischen Korrelationen, d. h. diejenigen, welche durch spezifische Stoffwechselprodukte der Teile eines Ganzen bewirkt werden. Eine so hervorragende Rolle wie im Tierkörper scheinen sie in den Pflanzen und deren Organen zwar nicht zu spielen; gleichwohl darf schon

1) Vgl. oben p. 410. ISABURO-NAGAL (Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. Flora 1914, **106**, 281) sah die Zellen der Prothallien von *Athyrium filix femina*, *Ceratopteris thalictroides* u. a. nach Plasmolyse und nachfolgender Kultur in hypotonischen Lösungen zu Adventivthallis auswachsen.

jetzt als sichere Tatsache betrachtet werden, daß sie auch im Pflanzenkörper wirksam sind und Einfluß auf die Histogenese haben¹⁾. Wir werden später noch von ihnen zu sprechen haben.

Die unvollkommene Einsicht in die bei den „Korrelationen“ wirkenden physikalischen und chemischen Agentien macht es in Physiologie und Pathologie gleich schwer, sich über viele für histogenetische Prozesse bedeutungsvolle Korrelationen mit befriedigender Klarheit zu äußern. Vielen Fällen gegenüber wird es vorläufig nur angängig sein, Störungen des korrelativen Wirkens der im Organismus verketteten Teile als mutmaßliche Ursache bestimmter Prozesse anzusprechen.

*

*

*

Wenn wir die harmonische Gestaltung bestimmter Organe oder Organteile, die verlässliche Sicherheit, mit der sie bestimmten Gesetzen der Symmetrie gehorchen, und die Konstanz der Formen, welche schließlich die Gestaltungsprozesse hervorbringen, und die nur Raum für eine geringe Variationsbreite gestattet, als die Wirkung der in einem Organismus, einem Organ oder irgendwelchem Teil eines solchen herrschenden Korrelationen betrachten dürfen, so wird die Produktion regelloser Formenmannigfaltigkeit, welche viele pathologische Zellen und Gewebe auszeichnet und in sinnfälligen Gegensatz zu den Elementen der entsprechenden normalen Gewebe bringt, als eine Wirkung irgendwie gestörter Korrelationen anzusprechen sein. Ich denke hierbei an die regellose Mannigfaltigkeit der in ihrem Wachstum gestörten Wurzelhaare (Fig. 197), Pilzhypen usw. und der Involutionsformen der Bakterien u. a. (Fig. 202), an die regelwidrigen Größenunterschiede der unter abnormen Bedingungen geernteten Pilzsporen²⁾, an die bizarren Idioblasten, die VÖCHTING in abnormen Geweben gefunden hat (s. o. Fig. 205) u. ähnl. m.; in den gleichen Zusammenhang gehören ihrer Form wegen die höchst unregelmäßigen, „willkürlichen“ Membranverdickungen der im Wachstum gehemmten oder in irgendeiner anderen Weise geschädigten Zellen (Fig. 242), die unregelmäßig gestalteten, sogar verzweigten Zystolithen, die sich zuweilen in Blättern von *Ficus elastica* finden, und die abenteuerlich gestalteten Stärkekörner, die nach VÖCHTING³⁾ in den experimentell erzeugten „Blattknollen“ von *Oxalis crassicaulis* auftreten (Fig. 267): die abnormen Körner (*b*) sind erheblich größer als die normalen (*a*) und „zeigen eigentümliche, bald kurze, buckelförmige, bald längere, bald sehr lange, gerade oder hakenförmig gebogene Fortsätze an einem gänzlich abnormal gestalteten Körper“.

1) Namentlich das, was soeben über den von den Zellen ausgeübten mechanischen Druck zu sagen war, macht es ohne weiteres klar, daß der Fortfall der Korrelationen die Beseitigung von Wachstums hemmungen bedeuten kann; auch ist die Möglichkeit zuzugeben, daß sich Zellen beim normalen Verlauf der Ontogenese auf chemischem Wege im Wachstum gegenseitig hemmen können, und der Ausfall dieser Hemmungen zu Wachstumsanomalien führen kann. Gleichwohl wäre es zu weit gegangen, wollte man mit WEIGERT und anderen Pathologen (vgl. WEIGERT, Neue Fragestellungen in der pathologischen Anatomie. Ges. deutsch. Naturf. und Ärzte 1896) alle abnormen Bildungen ursächlich auf die Beseitigung von Hemmungen zurückführen. Mindestens den abnormen pflanzlichen Produkten gegenüber nötigt nichts zu dieser Annahme.

2) Vgl. z. B. RAYBAUD, Des formes tératologiques provoquées par la transpiration chez les Mucorinées (C. R. Soc. biol. 1909, **66**, 1119).

3) VÖCHTING, Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 1).

Wie bei den Zellen, finden wir auch bei den Geweben eine die pathologischen Produkte kennzeichnende schier unbeschränkte und regellose Mannigfaltigkeit; zu erinnern wäre an die unregelmäßige Gestaltung der Kallusgewebe und daran, daß wir die kataplasmatischen Gewebe überhaupt durch den Mangel an konstanten Form- und Größenverhältnissen gekennzeichnet fanden. Auffallend variabel in Form, Größe und Zellenzahl sind die Drüsenhaare auf den von *Perrisia persicariae* (auf *Polygonum*-Arten) erzeugten Blattrollgallen¹⁾, die von GARJEANNE an Wasserkulturen von *Alicularia* gefundenen Antheridien²⁾ u. v. a. Ein letztes

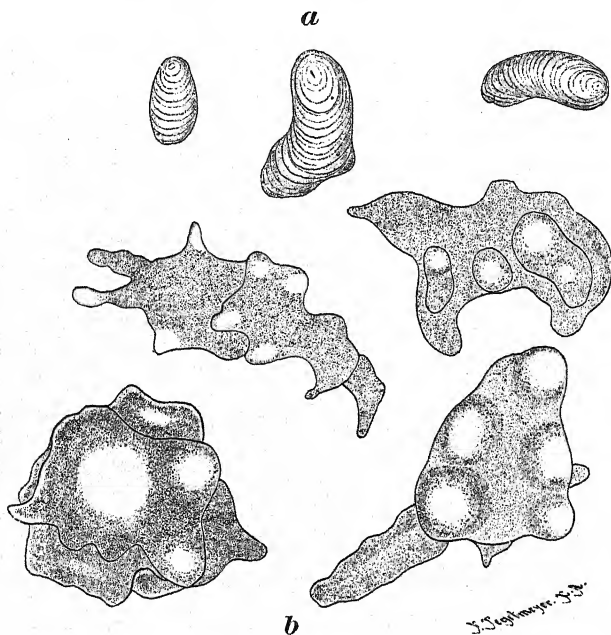


Fig. 267.

Abnorm gestaltete Stärkekörner (b) neben normalen (a); Blattknollen von *Oxalis crassicaulis*. Nach VÖCHTING.

Beispiel, dem sich aus der pathologischen Pflanzenanatomie noch viele ähnliche anreihen ließen, soll Fig. 268 veranschaulichen. In den Blattkissen der Kohlrabipflanzen, die VÖCHTING nach Unterdrückung ihrer Geschlechtstätigkeit mit abnormen Kambien sich ausstatten sah, erfolgt die Bildung der letzteren so verschieden wie nur möglich: in einem der beiden abgebildeten Fälle (Fig. 268a) sehen wir „fünf Stränge durch einen Kambiumstreifen vereinigt, der sich von den Seiten der beiden äußeren aus nach innen fortsetzt und über den primären Gefäßteilen schließt. Die zwei anderen, in der Figur oben liegenden Bündel haben jedes um sich herum einen vollständigen Kambiumring erzeugt. Der ganze Körper ist sonach in drei mit eigenem Wachstum versehene, ungleich große Teilkörper zerfallen“;

1) Abbildung bei KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 217, Fig. 109 a.

2) GARJEANNE, Der Einfluß des Wassers auf *Alicularia scalaris* (Beih. z. bot. Zentralbl. 1914, Abt. I, 31, 410).

in Fig. 268^b hingegen zeigen sich „die vier auf der linken Seite gelegenen Bündel durch einen gemeinsamen Kambiumstreifen verbunden, der sich am oberen und unteren Bündel auf den Seiten nach innen fortsetzt, hier aber endigt. Wie die vier Bündel der linken, so sind auch die drei der rechten Seite und das untere mit gemeinsamem Kambium versehen, das aber drei tief eindringende Falten bildet, von denen zwei bis in die Mitte des Körpers reichen, am oberen seitlichen und am unteren Bündel endigt es auch hier wieder blind. Der obere Strang der Gruppe endlich hat einen Kambiumstreifen, welcher von der Außenseite auf die beiden Innenseiten übergreift, ohne mit dem der benachbarten Bündel in Zusammenhang zu treten“¹⁾. Diese Proben sollen von der Art der uns hier begegnenden Mannigfaltigkeit eine Vorstellung geben²⁾.

Schließlich ist noch auf die „organoiden Gallen“ zurückzuverweisen, deren unberechenbare Formenmannigfaltigkeit als ein dem Gebiet der

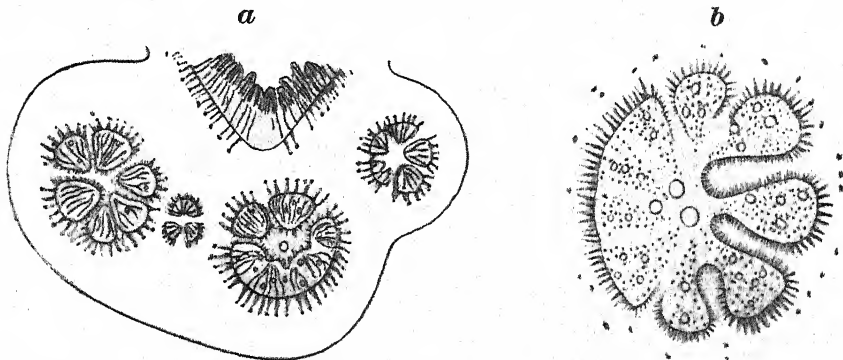


Fig. 268.

Regellose Mannigfaltigkeit der Gewebebildung. Kambiumbildung in abnormen Blattkissen des Kohlrabi; vgl. die im Text gegebene Erklärung. Nach VÖCHTING.

Morphologie entstammendes Beispiel veranschaulichen soll, daß Zellen- und Gewebebildung einerseits, Organgestaltung andererseits auch in diesem Punkte miteinander übereinstimmen³⁾. —

Wenn unter normalen Verhältnissen die Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit der denselben Gewebelagen angehörigen Zellen nur geringe

1) VÖCHTING, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 181.

2) Auch aus der Normalanatomie der höheren Pflanzen kennen wir Zellen- und Gewebeformen, die durch ihre regellose Mannigfaltigkeit und „willkürliche“ Gestaltung in Gegensatz zu der Gesetzmäßigkeit stehen, welche im allgemeinen die Ausgestaltung der normalen Anteile beherrscht. Ich erinnere z. B. an die Spikularzellen, an die „Gekrösezellen“ des Paprikasamens und namentlich an die „Schutzzellen“, die TSCHIRCH unter den Atemhöhlen der Blätter von *Kingia australis* fand (Der anatomische Bau des Blattes von *K. austr.* R. BR. Abh. bot. Ver. Provinz Brandenburg 1881, 23, 1). Sehr variabel gestaltete normale Gewebe sind z. B. die extranuptialen Drüsen auf den Blattstielen mancher *Viburnum*-Arten. Im allgemeinen aber bleibt die erörterte weitgehende Formenmannigfaltigkeit ein Vorrecht pathologischer Bildungen.

3) Vgl. KÜSTER, Organoide und histioide Gallen (Biol. Zentralbl. 1910, 30, 116). Gallen der Pflanzen 1911. Auch an die Mannigfaltigkeit organoider Regenerate u. a. wäre zu denken, an die regellose Mischung der Charaktere in KLEBS' *Sempervivum*-Blüten u. ähnl. m.

individuelle Schwankungen aufweist, so liegt der Grund vermutlich darin, daß im normalen Organismus regulierende Korrelationen wirksam sind, die auch die Wachstumsleistungen der einzelnen Zellen bis ins Einzelne regeln und gleichsam ständig in den gleichen Gleisen sich bewegen lassen. Der Produktion abnormer Gewebe geht nun anscheinend oft eine Störung dieser Korrelationen voraus. Wie das Schwungrad der Maschine den Gang ihrer Teile regelmäßig macht und mancherlei Störungen, die auf diesen wirken, nicht zur Geltung kommen läßt, so bewirken auch jene Korrelationen einen gleichmäßigen Fortgang der Formwechselprozesse, bis irgendwelche äußeren Bedingungen sie außer Tätigkeit setzen oder doch ihre bisherige Wirksamkeit beeinträchtigen. Wir können uns zurzeit von der Art der die Gestaltungstätigkeit der Zellen und Gewebe regelnden Korrelationen keine Vorstellung machen, noch viel weniger über die Störungen, die sie unter abnormen Umständen erfahren, etwas aussagen: es mag daher entschuldigt werden, wenn zunächst nur durch einen Vergleich eine Erklärung der Theorie versucht werden konnte. Ähnliche Gedanken, wie die hier ausgesprochenen, liegen wohl auch VÖCHTINGS Äußerungen zugrunde, der die in den abnormen Kohlrabipflanzen u. a. gefundenen Idioblasten (Fig. 205) als Zellen betrachtet, deren Entwicklung „offenbar in eigenen Bahnen verläuft, über die das Ganze nur bedingte oder keine Herrschaft ausübt“; „die Idioblasten verraten deutlich, daß die Zelle hier dem Ganzen gegenüber unabhängiger auftritt als im normalen Individuum¹⁾.“ —

Auf die Behinderung der korrelativen Wirkungen glaube ich weiterhin eine bei der Bildung pathologischer Gewebe weit verbreitete Erscheinung zurückführen zu sollen, die mit der bisher erörterten zunächst wenig zu tun zu haben scheint: die Tilgung der Mannigfaltigkeiten, die das normal entwickelte Organ auszeichnet.

Am sinnfälligsten begegnet uns diese Tilgung wohl bei den organoiden Gallen: bei den Vergrünungen nehmen die Blumenblätter, Staub- und Fruchtblätter alle dieselben oder doch sehr ähnliche Formen an, indem sie den Kelch- und Laubblättern ähnlich werden; die Füllung der Blüten besteht darin, daß Staub- und Fruchtblätter blumenkronähnlich sich entwickeln. Bei den Gallen, die *Siphocoryne xylostei* an *Lonicera* hervorruft, produzieren die Kronen alle möglichen Formen, die alle gleichsam dahin zielen, die Zygomorphie der normalen Blüte „abzuschwächen“ oder durch Aktinomorphie zu ersetzen: während also unter normalen Entwicklungsbedingungen das Schicksal der fünf Korollenteile ein verschiedenes ist, wird diese Mannigfaltigkeit unter dem Einfluß des Gallenreizes völlig oder nahezu getilgt. Analoge „Vereinfachungen“ erfahren auch die Teile der vegetativen Sprosse unter dem Einfluß der verschiedensten Bedingungen²⁾.

Die Mannigfaltigkeiten im histologischen Bau der Pflanzen können dieselbe oder ganz ähnliche Tilgung erfahren. Die beiden Tochterzellen, in welche die erste Querwand das keimende *Fucus*-Ei teilt, verhalten sich normalerweise verschieden, indem die dem Lichte abgewandte Zelle ein Rhizoid liefert, die andere zum „Sproßpol“ sich ausgestaltet; durch Behandlung mit hypertonen Lösungen beseitigt man diese Mannigfaltig-

1) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 236.

2) KÜSTER, Über die Gallen der Pflanzen (Fortschr. d. naturwiss. Forschung 1913, 15, 122).

keit, so daß beide Zellen in gleicher Weise zu Rhizoiden auswachsen können¹⁾. Ebenso liegen die Verhältnisse bei den höheren Pflanzen. Alle Differenzierungsvorgänge können, wie wir bei Behandlung der Hypoplasien gehört haben, ausgeschaltet und selbst dann durch homogenes Gewebe ersetzt werden, wenn die betreffenden Pflanzenorgane keineswegs in ihrer Entwicklung gehemmt und auf einer frühen Stufe ihrer Histogenese gleichsam festgehalten werden, sondern wenn die Zellenbildung viel lebhafter vor sich geht als unter normalen Bedingungen, wie z. B. bei der Bildung vieler Wundgewebe, der kataplasmatischen Gallen usw. Andererseits können Mannigfaltigkeiten getilgt werden, ohne daß es zu Hyperplasie käme, und ohne daß ein Stehenbleiben der Histogenese festzustellen wäre: KIENITZ-GERLOFF beschreibt Laubmooskapseln (*Bryum*), welchen die Differenzierung von Kolumella und Archespor verloren gegangen war²⁾.

Die Störung der Korrelationen, auf die wir auch das Ausbleiben der normalen Differenzierungsvorgänge und die Tilgung der Form- und Strukturmannigfaltigkeiten zurückzuführen versuchen, braucht keineswegs eine dauernde zu sein: indem der Reiz „abklingt“, kehren die normalen Verhältnisse wieder zurück: das Wundholz nähert sich mehr und mehr dem Bau des normalen Holzes, im Kallus werden Differenzierungen sichtbar, die den normalen ähneln; ich erinnere an die Differenzierungen, durch welche im Kallusgewebe peripherisch gelagerte Steinzellen und zentrale Massivs von trachealen Elementen sichtbar werden (Fig. 118), und durch welche der Kallus schon in relativ frühen Stadien seiner Entwicklung histologisch der normalen Achse ähnlich wird, deren Gewebe eine ganz ähnliche Schichtenfolge aufweisen. Die Entstehung der Kallusgewebe ist eine Folge des Traumas, die Ausbildung einer der Achsenstruktur ähnlichen Gewebeschichtung ist ein Selbstdifferenzierungsvorgang, bei welchem ganz ähnliche Korrelationen walten wie bei der Ontogenese normaler Achsen.

Dasselbe gilt für die prosoplasmatischen Gallen. Auf die Achsenähnlichkeit ihrer Struktur ist schon wiederholt hingewiesen worden³⁾. HOUARD⁴⁾ vergleicht die Gallen des *Andricus Sieboldi* (auf *Quercus*) mit kleinen Adventivtrieben, und ein solcher Vergleich ist ganz allgemein den prosoplasmatischen Gallen gegenüber am Platze: das Mark der dikotylen Sprosse ist dem zartwandigen Nährgewebe der Gallen gleichzusetzen, das Xylem dem mechanischen Gewebemantel, das Phloëm und die Grundgewebsrinde den außerhalb der letzteren liegenden Gewebeschichten der Gallen, der Gallenrinde. Das Schema der Gewebefolge wiederholt sich, wie bekannt, bei einer außerordentlich großen Zahl von prosoplasmatischen Gallen, freilich stets in wohlcharakterisierten Varianten⁵⁾. Wir hatten

1) KÜSTER, Normale und abnorme Keimungen bei *Fucus* (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 522); KNIEP, Beiträge zur Keimungsphysiologie und Biologie von *Fucus* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **44**, 645).

2) KIENITZ-GERLOFF, Unters. üb. d. Entwicklungsgesch. d. Laubmooskapsel usw. (Botan. Zeitg. 1878, **36**, 33).

3) KÜSTER, Neue Ergebnisse auf dem Gebiete der pathologischen Pflanzenanatomie (Ergebn. d. allg. Pathol. usw. 1907, Abt. I, **11**, 387, 444); TROTTER, Sulla possibilità di una omologia caulinare nelle galle prosopl. (Marcellia 1910, **9**, 109); KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 298 ff.

4) HOUARD, Rech. anat. s. l. galle de tiges; pleurocécidies (Bull. scient. de la France et de la Belgique 1903, **38**, 140, 266).

5) Mißbildungen und Differenzierungsvorgänge in abnormen Gewebewucherungen, die durch Selbstdifferenzierung bestimmten Anteilen des normalen Individuums ähnlich werden, sind auch aus dem Tierreich bekannt. Ich verweise auf die von WAELSCH

bereits oben zu erörtern, auf was für äußere Einflüsse das Zustandekommen von Gallen, insbesondere der prosoplasmatischen, zurückzuführen ist, und hatten dabei auseinanderzusetzen, daß die Qualität der bei der Gallenbildung wirksamen Reize die Qualität der Gallengewebe bestimmt; die Ausbildung von Gewebefolgen aber, die der der Sproßgewebe im wesentlichen gleicht, sprechen wir als einen Akt der Selbstdifferenzierung an¹⁾.

Das Gemeinsame, das die hier erörterten Fälle kennzeichnet, ist der Umstand, daß durch irgendwelche Eingriffe die zwischen den Teilen des betroffenen Ganzen bestehenden Korrelationen alteriert oder ihre von der normalen Entwicklungsgeschichte her bekannten Wirkungen aufgehoben, später aber in normaler Art und normaler Wirksamkeit — unvollkommen oder vollkommen — wieder hergestellt werden: nach ihrer Wiederherstellung entstehen Gewebe und Organe, welche den normalen in wichtigen Punkten ähnlich sind (prosoplasmatische Gallen) oder ihnen völlig gleichen (Regeneration). —

Eine weitere Gruppe liefern diejenigen Fälle, bei welchen infolge gestörter Korrelationen inverse Differenzierungen zustande kommen.

Die Unterschiede, welche bei dorsiventralen Blättern zwischen den oberen und den unteren Schichten des Mesophylls bestehen, sind das Produkt eines Selbstdifferenzierungsvorganges und bleiben auch dann erkennbar, wenn Ober- und Unterseite der Spreiten gleichen Beeinflussungen seitens der Außenwelt ausgesetzt sind. In seltenen Fällen erscheinen die für Ober- und Unterseite charakteristischen Zellenformen miteinander vertauscht. RACIBORSKI²⁾ beschreibt intumescenzenähnliche Wucherungen, die er auf der Unterseite der Blätter von *Nicotiana tabacum* fand („Krupuk“-krankheit des Tabaks), und welche aus typisch entwickelten Palisaden bestehen. Invers orientierte Leitbündel, deren Xylem- und Phloëmorientierung nicht der normalen entspricht, waren bei Besprechung der Gallen (s. o. p. 233) zu schildern. Die von LILIENFELD³⁾ bei *Corylus avellana* var. *laciniata* beobachtete inverse Palisadenbildung entspricht den von LINGELSHOF für lazinierte Laubholzformen beschriebenen Bildungen, die auf Verwachsungserscheinungen zurückzuführen sind und mit den hier genannten ätiologisch nicht auf gleiche Stufe zu stellen sind (vgl. oben Fig. 234).

Schließlich wäre zu fragen, ob die Änderungen in den Korrelationen vielleicht in der Art erfolgen können, daß eine völlige Neuorientierung in ihnen eintritt, und harmonische Gebilde entstehen, die sich von den normalen grundsätzlich unterscheiden.

Einige der Morphologie der Pflanzen entnommene Beispiele mögen zunächst erklären, auf was für Produkte im Falle derartiger Wandlungen im Walten der Korrelationen zu rechnen ist.

beschriebenen Neubildungen an Hühnerembryonen (Über experimentelle Erzeugung von Epithelwucherungen usw. Arch. f. Entwicklungsmechanik 1914, **38**, 509; vgl. dazu auch A. WEBER, *ibid.* 1914. **40**, 339).

1) KÜSTER, a. a. O. 1911, 299, 324.

2) RACIBORSKI & JENSEN, Onderzoekingen over tabak in de Vorstenlanden. Batavia 1905, 5 (zitiert nach Angabe von LILIENFELD, s. nächste Anm.); LUDWIGS, Über die Kroepeekkrankheit des Tabaks in Kamerun (Ber. d. D. bot. Ges. 1913, **31**, 536).

3) LILIENFELD, Über eine Anomalie des Blattgewebes bei *Nicotiana tabacum* und *Corylus avellana* var. *laciniata* (Bull. internat. de l'acad. d. sc. Cracovie ser. B. 1910, 714).

Die Blüten der *Fuchsia* sind im allgemeinen aktinomorph: abnormerweise aber treten an ihr unter der Einwirkung von Umständen, die wir nicht näher kennen, zygomorphe Blüten auf (HILDEBRAND); dasselbe ist für *Begonia* und von HEINRICHER¹⁾ für *Iris*-Arten und *Potentilla aurea* beschrieben worden. Glieder eines Organkreises, die bei normalem Entwicklungsverlauf zu gleichartigen Gebilden heranwachsen, erfahren also ein ungleichartiges Schicksal.

Auch dafür, daß die Teile eines einzelnen Organes im Gegensatz zu ihrem normalen Verhalten ungleichartige Entwicklung erfahren, fehlt es nicht an Beispielen. Sehr auffällig ist, daß *Berberis buxifolia* nach Infektion durch *Aecidium Jacobsthalii* statt einfacher, ungegliederter, sitzender Blätter verhältnismäßig große, langgestielte und tief gespaltene Spreiten trägt. Lazinierte Spreiten entstehen auch infolge von Milbeninfektion [*Corylus avellana*]²⁾ oder bei der ätiologisch noch nicht befriedigend erforschten „roncet“-Krankheit des Rebstocks, die der zerschützten Blattspreiten wegen, die sie kennzeichnen helfen, auch als Petersilienkrankheit bezeichnet worden ist.

Große Ausbeute liefern uns die histioiden Anomalien der Pflanze. Eine Neuorientierung der Korrelationen nehme ich zur kausalen Erklärung der spontan einsetzenden Verbänderung oder Fasziation der Vegetationspunkte vieler Pflanzen an: aus dem polysymmetrischen Gebilde wird ein bisymmetrisch gebautes.

Vor allem interessieren uns in diesem Zusammenhang diejenigen Gallen, die wir als prosoplasmatische bezeichnen wollten. Die Konstanz, mit der bei ihrer Entwicklung bestimmte Form- und Größenverhältnisse sich wiederholen, steht in deutlichem Gegensatz zu dem „willkürlichen“ Formenspiel der kataplasmatischen Produkte. Dazu kommt die ebenso konstante und für die betreffende Gallenart charakteristische Schichtenfolge ihrer Gewebe. Ebenso wie die Konstanz und artcharakteristische Entwicklung der histologischen Merkmale normaler Pflanzenteile sind auch die entsprechenden Eigenschaften der prosoplasmatischen Gallen auf das unbehinderte Walten autoregulativer Korrelationen zurückzuführen, die aber — nach dem Resultat zu schließen — keineswegs sämtlich mit den im normalen Pflanzenkörper, zumal in seinen Achsenorganen (s. o. p. 461) wirksamen übereinzustimmen oder auch nur ihnen ähnlich zu sein brauchen; die Formen, die wir z. B. bei vielen Zynipidengallen finden, und die Gliederungen, die wir an ihnen wahrnehmen, weichen allzu weit von den normalen ab, als daß auf durchweg gleiche oder den normalen ähnliche Korrelationen geschlossen werden könnte. Bei den Gallen von *Cynips caput medusae*, *C. Hartigi*, *Dryophanta disticha* und vielen anderen Zynipidengallen, ferner auch bei Produkten anderer Zezidozoen [*Apiomorpha cornifex* u. a.]³⁾ haben wir gesetzmäßig gegliederte Formen vor

1) HILDEBRAND, Über eine zygomorphe *Fuchsia*-Blüte (Bot. Zentralbl. 1879, **77**, 177); Über drei zygomorphe männliche Blüten bei einer *Begonia* (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 558); HEINRICHER, Beiträge zur Pflanzenteratologie und Blütenmorphologie (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl., 1883, **87**, Abt. I, 1); *Potentilla aurea* L. mit zygomorphen oder auch asymmetrischen Blüten usw. (Zeitschr. d. Ferdinandeums 3. Folge, 1907, **52**, 281).

2) Vgl. KÜSTER, a. a. O. 1913, 125 ff. — Abermals beschrieben und abgebildet wurde dasselbe Objekt von LINGELSHEIM. Ein Fall von Blattfiederung bei *Corylus avellana* L. (Bot. Jahrb. f. Systematik usw. 1914, **50**, Suppl.-Bd., 607).

3) Vgl. KÜSTER, Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911, Fig. 80 ff.

uns, die in der normalen Organogenese der betreffenden Arten kein Analogon finden.

Wenn an einem sich entwickelnden Organ oder Organismus Mannigfaltigkeiten sichtbar werden — dort, wo zunächst gleichartiges undifferenziertes Material vorlag, so kann es sich, wie Roux auseinandergesetzt hat¹⁾, um das Sichtbarwerden von Verschiedenheiten handeln, die als strukturelle oder chemische in dem Material unsichtbar bereits vorhanden waren, oder um wirkliches Neuauftreten, um wirkliche Neubildung von Mannigfaltigkeiten: im ersten Fall spricht Roux im Anschluß an die von C. Fr. Wolff aufgestellten Termini von Neoevolution, im zweiten von Neopigenesis.

Der Beweis dafür, daß irgendwelchen sichtbar werdenden Differenzierungen bisher unsichtbare Verschiedenheiten in dem sich differenzierenden Material zugrunde liegen, wird nur dann erbracht werden können, wenn es gelingt, durch neue Methoden — etwa solche mikrochemischer Art — das bisher Unsichtbare dem Auge des Forschers zugänglich zu machen; anderenfalls werden wir etwa vorhandene unsichtbare Mannigfaltigkeiten nur erschließen können.

Ob in den Fällen, in welchen anomalerweise Mannigfaltigkeiten auftreten, Neopigenesis oder Neoevolution vorliegt, wird meist schwer zu entscheiden sein. Ein naheliegender Gedanke wird zu der Annahme führen, daß jenes Neuauftreten einen Atavismus bedeutet und unsichtbar im Organ begründete Mannigfaltigkeiten, die bei den Ahnen sich ständig entwickelten und bei den rezenten Arten normalerweise latent bleiben, durch hypothetische Störungen im Wirken unbekannter Korrelationen sichtbar geworden sind.

Von der Zurückhaltung, die kritische Betrachtungen dem Pathologen zur Pflicht bei phylogenetischen Erwägungen machen, war früher (p. 402 ff.) schon die Rede.

* * *

Die Analyse und experimentelle Prüfung der im Pflanzenkörper unter normalen und abnormen Lebensbedingungen wirkenden Korrelationen stößt auf große Schwierigkeiten.

Bei der nachfolgenden Behandlung der für den Anatomen besonders bedeutungsvollen Formen der Korrelationen trennen wir zunächst die zwischen den Teilen einer Zelle sich auswirkenden (Korrelationen der Zytogenese) von denjenigen, bei welchen die zwischen Zellen und Zellengruppen herrschenden Beziehungen sich zur Geltung bringen (Korrelationen der Histogenese).

aa) Korrelationen der Zytogenese.

Zwischen Kern und Zytoplasma bestehen unzweifelhaft mannigfaltige Beziehungen, die auf die Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit der Zelle Einfluß haben.

Die Theorie der Kernplasmarelation²⁾ nimmt an, daß der Quotient zwischen Kern und Zytoplasmamasse auf die an der Zelle sich

1) ROUX, Einleitung zu den Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo und Beitrag 1 (Zeitschr. f. Biol. 1885, **21**, 411, 415; Ges. Abhandl. 1895, **2**, 5).

2) HERTWIG, A., Üb. Korrelation von Zell- u. Kerngröße u. ihre Bedeutung f. die sexuelle Differenzierung (Biol. Zentralbl. 1903, **23**, 56); Üb. neue Probleme der

abspielenden Wachstumsveränderungen bedeutungsvollen Einfluß hat, und die Wachstumsvorgänge im allgemeinen jenen Quotienten konstant erhalten oder allzu große Schwankungen seines Wertes verhindern. Nach GERASSIMOFF (s. u.) ist bei *Spirogyra* jede kubische Einheit des Zellkerns imstande, etwa 31,2—31,8 quadratische Einheiten der Protoplasmaoberfläche und der Chloroplasten zu „versorgen“.

Dieser Quotient hat nun freilich für Zellen verschiedener Gewebe selbst bei der nämlichen Spezies verschiedene Werte und ändert sich vermutlich nicht nur mit dem histologischen Charakter der vorliegenden Zellensorte, sondern auch mit den Bedingungen, unter welchen sie sich entwickeln. Es ist anzunehmen, daß die Erforschung der Wirkungen, welche ungleiche Lebensbedingungen auf die Zelle und ihre Teile haben, schließlich Wege öffnen wird, um den in Rede stehenden Quotienten innerhalb bescheidener Grenzen willkürlich zu vergrößern und zu verkleinern¹⁾.

Die Bedeutung der Kernplasmarelation für die Pathologie der Zelle und Gewebe wird überall da klar, wo es auf die eine oder andere Weise gelingt, eine Zelle mit besonders reichem Kern- und Chromosomenkapital auszustatten: ganz allgemein gilt der Satz, daß solche über das Normalmaß hinausgehende Anreicherung zur Produktion abnorm großer Zellen, zur Entstehung von „Gigas“-Formen führt.

Die experimentelle Erzeugung von solchen ist bereits auf mehr als einem Wege und an Objekten verschiedenster Art gelungen.

Zuerst hat GERASSIMOFF²⁾ *Spirogyra*-Zellen von abnorm verdoppeltem Kerngehalt und von abnormer Größe (Fig. 208) dadurch erzeugt, daß er durch tiefe Temperaturen oder Behandlung mit anästhetischen Mitteln abnorme Kern- und Zellteilungen hervorrief, derart, daß das gesamte Kernkapital der Tochterzellen einer von beiden zufiel. Ähnliches gelingt an Protonemafäden [*Funaria*, *Bryum*]³⁾. Bei höheren Pflanzen führte analoges Experimentieren zwar noch nicht zur Bildung von Gigas-Organismen, sondern zunächst nur zur Bildung einzelner Gigas-Zellen. NĚMEC⁴⁾ fand, daß in den mit Chloralhydratlösungen behandelten Wurzeln von *Pisum sativum* neben Zellen mit

Zellenlehre (Arch. f. Zellforschung 1908, **1**, 1). Weitere Literatur z. B. bei ERDMANN, RH., Exper. Unters. d. Massenverhältnisse von Plasma, Kern u. Chromosomen usw. (Arch. f. Zellforschung 1909, **2**, 76). — Aus der botanischen Literatur STRASBURGER, Ü. d. Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße (Histol. Beitr. 1893, **5**); Die Ontogenie d. Zelle seit 1875 (Progr. rei bot. 1907, **1**, 1, 90). GERASSIMOFF, Ü. d. Einfl. d. Kernes auf d. Wachstum d. Zelle (Bull. soc. imp. natur. Moscou 1901, Nr. 1 u. 2); Die Abhängigkeit d. Größe d. Zelle v. d. Masse ihrer Kernmasse (Zeitschr. f. allg. Phys. 1902, **1**, 220); Ü. d. Größe d. Zellkernes (Beih. z. botan. Zentralbl., Abt. I, 1904, **18**, 46). TISCHLER, G., Allgem. Pflanzenkaryol. 1921/22, z. B. 102 ff. HERTWIG, O., Allgem. Biologie, 6 u. 7 Aufl., 1923, 432 ff.

1) In welcher Weise Verdunkelung und andere anomale Lebensbedingungen auf Zellengröße und Kernplasmaproportion des Pollens (*Primula sinensis*) zu wirken vermögen, hat TISCHLER gezeigt (Studium über die Kernplasmarelation in Pollenkörnern, Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, **64**, 121). Dort weitere Literaturangaben.

2) GERASSIMOFF, a. a. O. 1901 (s. o. p. 311, Anm. 1). — Abnorm große *Oedogonium*-Zellen mit abnorm großen Kernen beobachtete WISELINGH, Ü. d. Ring- u. d. Zellwand bei *Oedogonium* (Beih. z. Bot. Zentralbl., Abt. I, 1908, **23**, 157, 177).

3) WETTSTEIN, F. v., Morphol. u. Phys. des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage I (Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1924, **33**, 1, 74).

4) NĚMEC, Das Problem d. Befruchtungsvorgänge 1910, 59; dort weiterer Literaturnachweis.

normal diploidem Chromosomengehalt solche mit di-diploiden, tetra-diploiden und noch chromosomenreicheren Kernen entstanden: die Zellen waren um so größer, je reicher ihr Chromosomenbesitz war (Fig. 269).

Durch Störung der Reduktionsteilung anstatt haploider Sporen solche mit voller Chromosomenzahl zu erzielen, gelang WETTSTEIN an Laubmoosen: aus den abnormen Sporen wachsen Pflanzen mit bivalenten Zellen heran¹⁾.

Als besonders wertvoll hat sich der von EL. und EM. MARCHAL gewiesene Weg bewährt, den Sporophyten von Laubmoosen oder Teile von ihm zur regenerativen Neubildung von Protonemen und von Gametophyten anzuregen; da auf dem Weg von jenem zu diesen keine Reduktionsteilungen vor sich gehen, haben die experimentell erzeugten Gametophyten dieselbe Chromosomenzahl wie die Seta, auf die sie entwicklungsgeschichtlich zurückzuführen sind. Durch Befruchtung von Eizellen diploider Gametophyten und erneute Protonembildung aus der di-diploiden Seta lassen sich tetraploide Gametophyten erzielen²⁾.

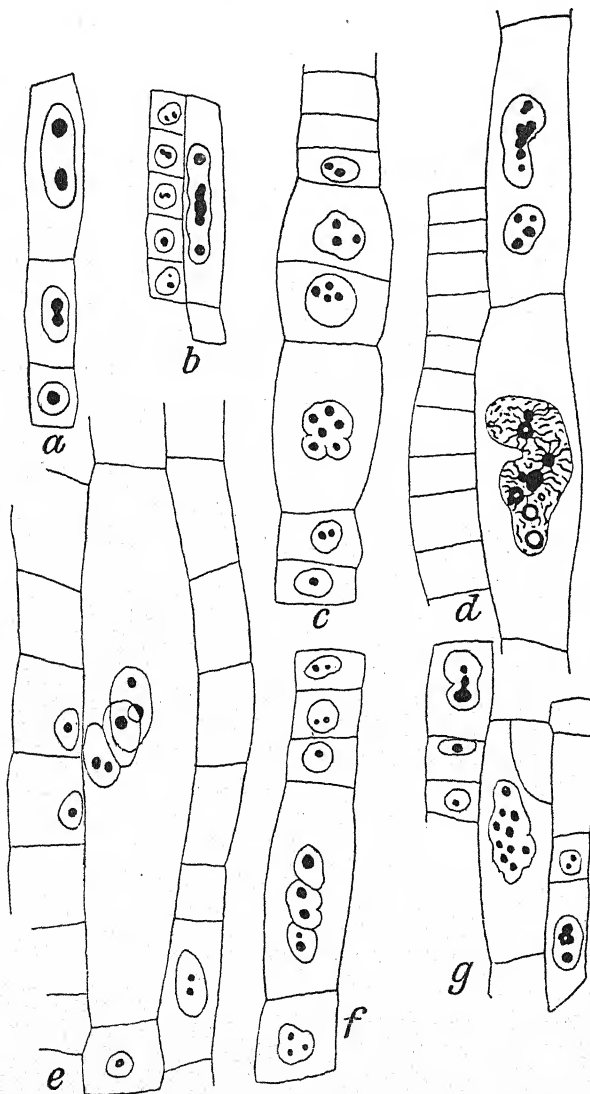


Fig. 269.

Kernplasmarelation. In chloralisierten Wurzeln von *Pisum sativum* finden sich ein und mehrkernige Zellen. Die Kerne sind mehrwertig (bis oktodiploid, a), ihre Zellen abnorm groß. Nach NĚMEC.

1) WETTSTEIN, a. a. O. 1924; vgl. oben p. 337.

2) MARCHAL, EL. &

EM., Rech. expér. s. la sexualité des spores chez les mousses dioïques (Mém. Acad. Sc. nat., Bruxelles 1906), Aposporie et sexualité chez les mousses (Bull. Acad. Roy., Belgique 1907, 765), id. II u. III (ibid. 1109 u. 1711); MARCHAL, EM., Rech. cytol. s. le genre *Amblystegium* (Bull. soc. roy. de bot. de Belgique 1912); SCHWEIZER, J., Polyploidie u. Geschlechtsverteilung bei *Splachnum sphaericum* (Linn. Fil.) SWARTZ

Schließlich gelang es, abnorm kernreiche Zellen und aus ihnen *Gigas*-Nachkommen durch Pfropfung und hierbei zufällig erfolgte vegetative Kernverschmelzung zu erzielen [*Solanum lycopersicum* auf *Solanum nigrum*¹⁾].

Für die pathologische Anatomie von besonderer Bedeutung ist der Umstand, daß abnorm chromatinreiche Zellen gegenüber den normalen nicht harmonisch vergrößert sind, sondern vorzugsweise in der Breitenrichtung Zuwachs zeigen. GERASSIMOFF stellte solche Änderung der Zellenproportionen für doppelwertige *Spirogyra*-Zellen fest, SCHRATZ an Moosprotonema. NĚMEC sah diploide Wurzelhaare ein weiteres Lumen erreichen als normal-diploide. Desselben Forschers Versuch, die an Wundrändern häufige Bildung abnorm großer Zellen mit der Wirkung erhöhter Kernmasse zu erklären (Wurzeln von *Pisum sativum*), bedarf näherer Prüfung²⁾.

Die Wirkungen der Kernüberlastung werden aber durch die Vergrößerung der Zelle für deren Entwicklung und Gestaltung nicht behoben. Allen Anschein nach werden

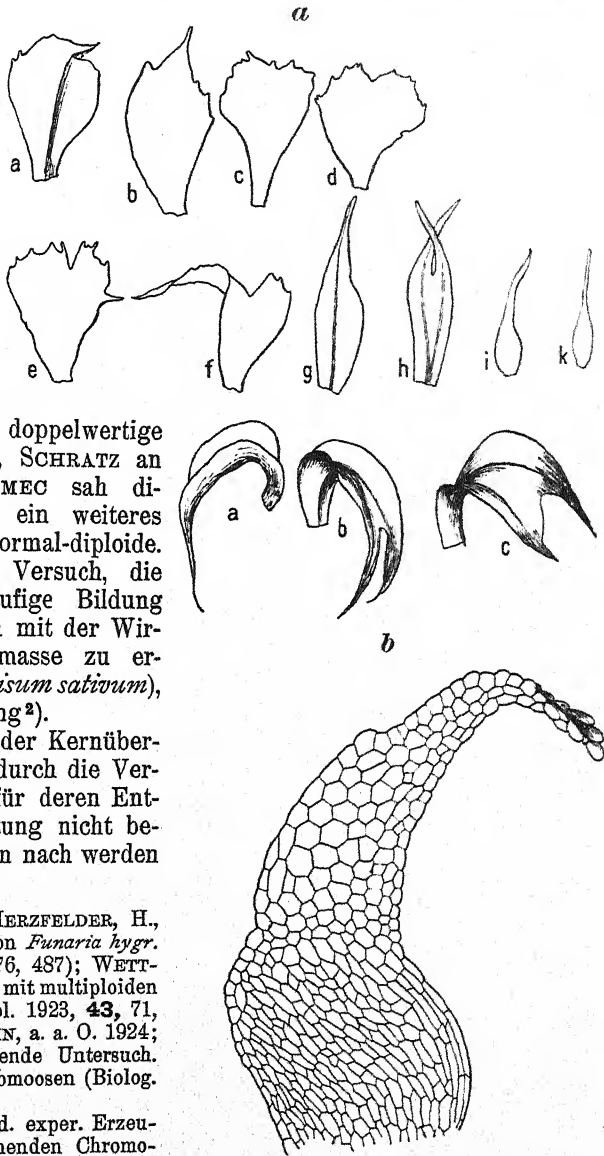


Fig. 270.

Anomale Blätter diploider Exemplare von *Splachnum sphaericum*: a abnorm spatelförmig gestaltete und zweispitzige Blätter; b Blatt eines männlichen diploiden Sprosses; obere Hälfte monströs, untere normal gebaut. Nach SCHWEIZER.

(Flora 1923, 116, 1); HERZFELDER, H., Exper. an Sporophyten von *Funaria hyg.* II (Flora 1923, 116, 476, 487); WETTSTEIN, Kreuzungsversuche mit multiplen Moosrassen (Biol. Zentralbl. 1923, 43, 71, 1924, 44, 141); WETTSTEIN, a. a. O. 1924; SCHRATZ, ED., Vergleichende Untersuch. an uni- u. bivalenten Laubmoosen (Biolog. Zentralbl. 1924, 44, 593).

1) WINKLER, Üb. d. exper. Erzeugung v. Pfl. mit abweichenden Chromosomenzahlen (Zeitschr. f. Bot. 1916, 8, 417); vgl. auch zum „Gigas“-Problem der Oenotheren C. VAN OVEREEM, Üb. Formen m. abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera* (Beih. z. Bot. Zentralbl., Abt. I, 1921, 38, 73), sowie GATES, R. R., Polyploidy (Brit. Journ. exp. Biol. 1924, 1, 153).

2) NĚMEC, a. a. O. 1910, 72.

vielmehr durch jene die in den Zellen herrschenden Korrelationen gestört und in abnorme Bahnen gelenkt, so daß die Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit heteroploider Zellen in verschiedenster Weise abnorm wird. Namentlich für die polyploiden Moose lassen sich an den Erscheinungen der Hypoplasie (Ausbleiben der Blattmittelrippen usw.), der regellosen Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Paraphysen, in der Häufigkeit der doppelspitzigen (Fig. 270) Blätter, der frei aus ihnen tretenden Rippen, der Bildung von aszidienähnlichen Mißbildungen, der Entwicklung von Höckern und Zapfen auf der Blattlamina, verzweigten Antheridien u. v. a. die Störungen erkennen, welche uns nicht näher bekannte Korrelationen erfahren haben¹⁾. Sehr auffallend sind die von SCHRATZ beschriebenen doppelschichtigen, parallel zur Laminafläche sich aufspaltenden Blätter.

WISSELINGH²⁾ vollends sah besonders kernreiche *Spirogyra*-Zellen kränkelnd zugrunde gehen.

Die Unsicherheit in der Gestaltung, welche an heteroploiden Organismen herrscht, erinnert durchaus an die Regellosigkeit vieler nach Verwundung (Wundhaare, Kalluswucherungen), nach Galleninfektion und anderen Eingriffen sich bildenden Formen³⁾.

Was für Leistungen der Zelle in besonders enger, relativ leicht erkennbarer Abhängigkeit von dem Zellkern stehen, ist eine von der experimentellen Zellenphysiologie, zumal auf dem Wege der Plasmolyse und Protoplastenzerstückelung, wiederholt behandelte Frage. Von der Bedeutung des Kerns für die Zellwandbildung, als der für die pathologische Pflanzenanatomie wichtigsten Äußerung des Kerneinflusses war schon früher die Rede (s. o. p. 165); ferner wäre auf die Bedeutung des Kerns für den Stärkehaushalt der Zelle zu verweisen, die gewiß noch für viele andere Formen des Fermentwirkens besteht.

Die Tatsache, daß nicht nur Masse und Oberflächenentwicklung des Zellkerns und seine Lage bedeutungsvoll sind oder werden können, sondern auch die Mischung seines Chromosomenkapitals, haben die Vererbungslehre und die zytologische Untersuchung der Pollenkörner vieler Bastardpflanzen dargetan: eine disharmonische Verbindung führt zum Tod des Kerns und der Zelle. Das für die pathologische Pflanzenanatomie wichtigste Symptom dieser Prozesse ist die „Mischkörnigkeit“ der Pollen, d. h. seine Zusammensetzung aus lebenden und mehr oder minder zahlreichen toten Körnern⁴⁾.

* *

Die Frage, ob in den Zellen auch eine Chromatophoren-Plasma-relation besteht, scheint durch die Beobachtungen zahlreicher Autoren in positivem Sinne beantwortet zu werden.

In tetraploiden *Solanum*-Zellen fand WINKLER (a. a. O.) nicht nur abnorm vergrößerte Zellkerne, sondern ebensolche Chromatophoren. Dieser

1) Zahlreiche Beispiele, namentlich bei SCHWEIZER, a. a. O. 1923, WETTSTEIN, a. a. O. 1924 und SCHRATZ, a. a. O. 1924.

2) WISSELINGH, Zur Physiol. d. *Spirogyra*-Zelle (Beih. z. Botan. Zentralbl., Abt. I, 1908, **24**, 133, 163, 164).

3) Analoga für viele der von WETTSTEIN (a. a. O. 1924, z. B. Fig. 29, 36) beschriebenen Blätter lassen sich z. B. an den pathologischen Sprossen höherer Pflanzen (*Salix* nach Wirrzopfildung) wiederfinden; vgl. KÜSTER, Gallen d. Pfl. 1911, Fig. 27.

4) Literatur bei TISCHLER, G., Allgem. Pflanzenkaryologie 1921/1922, 676 ff., auch 430 ff.

Befund entspricht dem von GERASSIMOFF für bivalente Spirogyren Mitgeteilten. *Spirogyra*-Zellen, deren Chromatophorenbesitz durch anomale Teilungen über die Norm hinaus angereichert worden ist, zeigen nach WISSELINGH¹⁾ gesteigertes Wachstum. Nach HEITZ²⁾ besteht zwischen Zellengröße und Chloroplastengröße eine Relation. Durch genaue volumetrische Messungen hat BUDDE³⁾ für Moose die Frage dahin beantwortet, daß Chloroplastenvolumen und Chloroplastenoberfläche mit dem Zellvolumen steigen und fallen; Zellvolumen und Chloroplastenoberfläche stehen in direkter Proportionalität zueinander. Das Verhältnis der Volumina des Kernes des Zytoplasmas und der Chloroplasten einer Zelle ist $= 1:5,4:5,8$: der Kern „beherrscht“ demnach ungefähr das gleiche Zytoplasma- und Chloroplastenvolumen. Ähnliche Werte fand BUDDE für die grünen Zellen höherer Pflanzen.

Über die Fähigkeit mancher Pflanzen, die Zahl der in ihren Zellen enthaltenen Chloroplasten genau zu regulieren — *Anthoceros* hat in der haploiden Phase je einen, in der diploiden je zwei bzw. einen sehr tief gelappten⁴⁾ Chloroplasten in der Zelle, *Peperomia metallica* hat je vier, *P. Saundersii* meist je acht, *P. arifolia* je zwölf in jeder Palisade⁵⁾ —, liegen noch keine die pathologische Anatomie betreffenden Mitteilungen vor. Prüfung der Abhängigkeit der hier herrschenden Korrelationen wäre erwünscht. Durch welche Stoffwechselprodukte die Chromatophoren das Leben der Zelle beeinflussen, ist nur hinsichtlich ihrer Assimilationstätigkeit klar; doch darf angenommen werden, daß noch andere Wirkungen in Betracht kommen und große Bedeutung haben. COUPINs Theorie, daß belichtete Chloroplasten Stoffe bilden, die Wachstum und Organbildung der Pflanze regulieren⁶⁾, entbehrt noch der Stützen⁷⁾.

* * *

Bei allen bisher besprochenen, die Zytogenese ermöglichenden oder beeinflussenden Korrelationen handelte es sich um Wirkungen, die vom Zellkern oder anderen Teilen des lebendigen Zellinhalts ausgingen, unabhängig von der Lage der einzelnen Anteile im Zellenkörper oder der Lage der Teile zueinander. Vom Zellkern hörten wir bereits früher (s. o. p. 165), daß sein Einfluß auf die Membranregeneration zerstückter oder plasmolysierter Protoplasten ebensogut sich zur Geltung bringt, wenn er inmitten des Plasmakörpers liegt, wie in denjenigen Fällen, in welchen seine Wirkungen erst

1) WISSELINGH, a. a. O. 1908, 171.

2) HEITZ, Unters. üb. d. Teilung d. Chloroplasten nebst Beobacht. üb. Zellgröße u. Chromatophoren. Straßburg. 1922.

3) BUDDE, H., Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Blattes auf Grund volumetrischer Messungen (Botan. Arch. 1923, 4, 443). Vgl. auch SCHRATZ, ED., Vergleich. Unters. an uni- u. bivalenten Laubmoosen (Biolog. Zentralbl. 1924, 44, 593, 613).

4) LORBEER, G., Der Chromatophor, die Chromosomenzahl u. d. Dehissenzlinie d. Sporogons von *Anthoceros laevis* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1924, 42, 231).

5) Literatur z. B. bei NĚMEC, Probl. d. Befruchtungsvorgänge 1910, 373 ff.; SCHÜRHOFF, P., Ölzellen u. Lichtkondensoren bei einigen *Peperomien* (Beih. z. Botan. Zentralbl., Abt. I, 1908, 23, 14).

6) COUPIN, H., Sur les causes de l'élongation de la tige des plantes étiolées (Compt. Rend. Acad. Sc. Paris 1920, 170, 189).

7) Vgl. PRIESTLEY, J. H. & EWING, J., Physiological studies in plant anatomy VI. Etiolation (New Phytologist 1923, 22, 30); TRUMPF, C., Über das Verhalten von *Phaseolus*-Keimlingen im Preßsaft normaler und etiolierter Pflanzen (Botan. Arch. 1924, 5, 410).

durch einen Plasmafaden bis zum membranbildenden Anteil der Plasmaoberfläche weiter geleitet werden müssen.

Über die Theorie HABERLANDTS, daß der Zellkern diejenigen Teile der Membran zu erhöhtem Flächen- und Dickenwachstum befähigt, welchen er besonders nahe liegt, war bereits oben p. 412 zu sprechen.

bb) Korrelationen der Histogenese

Die Korrelationen, welche zwischen benachbarten oder entfernt voneinander liegenden Zellen und Gewebsanteilen liegen, sind ohne Frage sehr mannigfaltig. Von mechanisch verständlichen Wirkungen war schon oben die Rede; ein großes noch wenig bearbeitetes Forschungsfeld bedeuten die chemischen Korrelationen der Zellen und Gewebe. Unter solchen werden nicht nur diejenigen zu verstehen sein, welche auf spezifische Stoffwechselprodukte bestimmter Zellen und Gewebeformen zurückzuführen sind, sondern auch alle diejenigen, die sich aus dem „Kampf der Teile“ um die zur Verfügung stehenden Stoffe namentlich da ergeben, wo Anteile mit ungleich gearteten Ernährungsbedürfnissen und Verbrauchsansprüchen aufeinander wirken, oder überhaupt irgendwelche stoffwechselphysiologischen Unterschiede zur Geltung kommen.

Daß Zellen und Zellgruppen besonderer Art ihre Nachbarschaft beeinflussen und den Chemismus oder die Gestaltungsvorgänge ihrer Umgebung beeinflussen können, ist eine aus der Normalanatomie von vielen Beispielen her bekannte Erscheinung¹⁾.

Am auffälligsten ist wohl der Einfluß der Leitbündel auf ihre nähere und fernere Umgebung; sie versorgen diese mit Stoffen der verschiedensten Art, nicht nur indem sie ihnen die vom Boden stammenden oder von synthetisch tätigen Zellen gelieferten Stoffe, sondern auch ihre eigenen Stoffwechselprodukte zuführen. Daß sich in der Nähe der Leitbündel viele Stoffwechselvorgänge anders abspielen als in größerem Abstand von ihnen, bekunden z. B. die Anthozyanfärbung, welche die Leitungsbahnen sehr vieler Pflanzen begleitet — oder die Vorgänge des Bleichens, die bei der „geaderten“ Panaschierung (s. o. p. 13) den Nerven folgen — oder die mit dem Leitbündelnetz der Spreiten irgendwie in Beziehung stehenden Verfärbungen des herbstlichen Laubes oder der durch giftige Rauchgase geschädigten Blätter²⁾ — oder bestimmte histogenetische Prozesse, die sich über den Leitbündeln in anderer Weise abspielen als an den übrigen Teilen der Spreiten — oder an den Kristallen, welche manche Leitbündel begleiten usw.

Ähnliche Betrachtungen ließen sich über die Wirkungen der Stomata anstellen: auch in ihrer Umgebung sind viele Stoffwechsel- und viele Gestaltungsprozesse anders als an anderen Stellen [Anthozyanbildung, Gerbstoffanhäufung usw.³⁾]; von der besonders großen Widerstandsfähig-

1) KÜSTER, Botan. Betracht. üb. Gewebekorrelationen (Biolog. Zentralbl. 1923, 43, 301).

2) Vgl. z. B. HASENCLEVER, R., Üb. d. Beschädigung d. Veget. durch saure Gase. Berlin 1879; SCHROEDER J. v. & REUSS, C., D. Beschädigung d. Veget. durch Rauch 1883; HASELHOFF & LINDAU, D. Beschädigung d. Veget. durch Rauch 1903; WIELER, Unters. üb. d. Einwirkung schwefl. Säure auf d. Pfl. 1905; WISLICENUS & NEGER, Exper. Unters. üb. d. Wirkung d. Abgassäuren auf d. Pfl. 1914; NEGER, D. Krankh. uns. Waldbäume 1919, 44 ff.

3) HAMORAK, N., Zur Mikrochemie des Spaltöffnungsapparates (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 1915, 124, Abt. I, 447).

keit vielen äußeren Faktoren gegenüber, die nicht nur die Schließzellen, sondern auch deren Umgebung auszeichnet, war schon oben (p. 368) die Rede.

Auch von Gefäßen und Gefäßgruppen gehen besondere, auch histogenetisch sich ausdrückende Wirkungen aus. Ähnliches haben wir für die Siebröhren, für Bastfasergruppen, für viele Haare anzunehmen. In allen diesen und vielen anderen Fällen darf die Annahme erwogen werden, daß das abweichende Entwicklungsschicksal der Umgebung bestimmter Zellformen als Wirkung von Korrelationen zu verstehen ist, deren experimentelle Analyse freilich noch großen Schwierigkeiten begegnet. Wirkungen dieser Art, soweit sie auf der osmotischen Verbreitung irgendwelcher Stoffe beruhen, hat BERTHOLD bei seiner Lehre von der „Filtration im Organismus“ im Sinne gehabt¹⁾.

Keine geringere Bedeutung für die normale und pathologische Anatomie haben diejenigen Korrelationen, durch welche Organe und Organgruppen nicht nur die Entwicklung anderer Organe, sondern auch die der Gewebe in bestimmte Bahnen lenken. Gerade von ihnen wird nachher wiederholt zu sprechen sein.

Bei der unvollkommenen Analyse, der die für die Gewebebildung maßgebenden korrelativen Wirkungen sich bisher zugänglich erwiesen haben, kann die nachfolgende Zusammenstellung und Gruppierung in vielen Punkten nur den Wert einer vorläufigen Arbeit in Anspruch nehmen.

Hormone und hormonähnliche Stoffe.

In der Lehre von den im tierischen Organismus waltenden Korrelationen spielen die Hormone eine ausgezeichnete Rolle. Wir wissen, daß viele Organe durch ihre Stoffwechselprodukte eine einzigartige Bedeutung für den Gesamtorganismus bekommen, daß ihre „endokrinen“ Produkte für sein Gedeihen unerläßlich sind, und daß jeder Ausfall in der Versorgung mit jenen Stoffen ebenso wie ein Zuviel der Produktion die auffallendsten funktionellen und histogenetischen Folgeerscheinungen auslöst.

Sind auch in der Pflanze Hormone von gleicher oder ähnlicher Bedeutung wirksam?

Zahlreiche Untersuchungen, die der Beantwortung der Frage gewidmet worden sind, lassen annehmen, daß in der Tat Hormone auch im Pflanzenkörper tätig sind; es ist aber nicht zu erwarten, daß künftige botanische Untersuchungen mit so ausgesprochen spezifischen Wirkungen der Pflanzenorgane und mit einer so zwingenden Unentbehrlichkeit der Produkte irgendeines Organs oder Teiles der Pflanze bekannt machen könnten, die mit dem vom Tierkörper her Bekannten halbwegs zu vergleichen wären. Die Organe der Pflanze sind einander — auch hinsichtlich des Stoffwechsels — viel zu ähnlich und die experimentell leicht erweisbare Unabhängigkeit der Organe voneinander ist zu weit verbreitet, als daß Hormone von der physiologischen und pathologischen Bedeutung der Schilddrüsenstoffe usw. im Pflanzenkörper zu vermuten wären.

Die Erforschung der vegetabilischen Hormone und ihrer Bedeutung

1) BERTHOLD, G., *Untersuch. z. Physiol. d. pflanzl. Organisation*, Leipzig 1904, 171. — Bei der Versorgung der Gewebe mit irgendwelchen Stoffen wird eine analoge „Filtration“ wirksam werden wie bei Entleerung; vgl. z. B. RYWCOSCH, S., *Z. Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe* (Bot. Zeitg., Abt. I, 1908, 66, 121, 126).

für die entwicklungsmechanische Anatomie der Pflanzen ist ganz besonders durch HABERLANDT im letzten Jahrzehnt gefördert worden.

HABERLANDT hat durch eine Reihe von Versuchen den Einfluß der von den Pflanzen selbst gelieferten Stoffe auf histogenetische Prozesse klargelegt. Er hat zunächst darauf aufmerksam gemacht, daß dünne, aus dem Mark der Kartoffelknollen geschnittene Gewebeplättchen nur dann Zellteilungen zu erfahren pflegen, wenn in den Plättchen irgendein Leitbündelfragment oder wenigstens Siebröhren mit den Geleitzellen enthalten sind. HABERLANDT nimmt an, daß es sich um Hormone handelt, die vom Leptom oder Phloëm geliefert werden, und spricht von Leptomhormonen¹⁾.

Ähnlich wie die Zellen des Kartoffelknollenmarkes verhalten sich die des Stengels und der Blätter von *Sedum spectabile* und anderen Krasulazeen, der Blätter von *Peperomia* u. a. m.²⁾. Sehr lehrreich sind diejenigen Versuche HABERLANDTs, bei welchen es gelang, die Zellen bündelfreier Gewebeplatten durch Auflegen bündelenthaltender zu Zellteilungen zu bringen; die Versuche gelingen auch dann, wenn zwischen den beiden Gewebeplatten eine dünne Schicht Agar-Agar sich befindet. Offenbar dringen von dem bündelhaltigen Gewebeplättchen, d. h. von seinen Leptomanteilen hinreichende Mengen eines nicht näher bekannten „Zellteilungsstoffes“ durch die Agarschicht in die bündelfreien Gewebelagen, in welchen sie die Zellen zur Teilung anregen.

Verschiedene Gewebe des nämlichen Organs verhalten sich diesem Stoffe gegenüber nicht gleich: Gewebeplatten aus der Rinde der Kartoffelknolle bedürfen, wie HABERLANDT gezeigt hat, der Leitbündel nicht in so hohem Maße wie die Markschnitte; doch ist der begünstigende Einfluß des Leptoms auch bei den Rindenschnitten deutlich erkennbar.

Wir sprachen oben bei den „Osmomorphosen (p. 440) mit Beziehung auf die von SIMON vorgetragene Erklärung von den Leitbündeln, die in der Richtung ihrer Ausbildung anscheinend durch die Wirkung des Wassergehaltes der Zellen beeinflusst werden. Nachdem auf spezifische Stoffwechselprodukte bestimmter Pflanzengewebe hingewiesen worden ist, darf die Frage gestellt werden, ob vielleicht chemische Korrelationen im Spiele sind, wenn Leitbündel auf weite Strecken einander entgegenwachsen (Kakteenpfropfungen usw.), oder gar wenn nach Transplantationen der Anschluß so erfolgt, daß nach umständlichen Drehungen Phloëmstrang zum Phloëm, Xylemstrang zum Xylem hin sich entwickelt³⁾.

HABERLANDT, der den Begriff der Hormone neuerdings für den Sprachgebrauch des Botanikers zu definieren versucht hat⁴⁾, bezeichnet als solche nicht nur „Reizstoffe, die in bestimmten Organen für besondere physiologische Aufgaben gebildet werden, sondern auch End- und Nebenprodukte des Stoffwechsels, wenn sie als Reizstoffe gewisse physiologische Vorgänge auslösen“, ja „auch Zersetzungs- und Abbauprodukte, die in ab-

1) HABERLANDT, Zur Physiol. d. Zellteilung (Sitzungsber. Akad. Wiss., Berlin 1913, XVI, 318).

2) HABERLANDT, Zur Physiologie der Zellteilung 2. Mitteilung (Sitzungsbericht Akad. Wiss. Berlin 1914, XLVI, 1096) und LAMPRECHT, W., Üb. d. Kultur u. Transplantation kleiner Blattstückchen (Beitr. z. allg. Bot. 1918, 1, 353).

3) JANSE, J. M., La polarité des cellules cambiales (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1921, 31, 167); dort Hinweise auf analoge Vorkommnisse anderer Art.

4) HABERLANDT, Zur Physiol. d. Zellteilung, 6. Mitteilung (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1921, VIII, 221, 222).

sterbenden und abgestorbenen sowie in irgendwie geschädigten Zellen entstehen“, „wenn sie nach ihrem Übertritt in andere Zellen oder Gewebe oder auch dort, wo sie gebildet werden, bestimmte physiologische Vorgänge anregen“.

Daß bei der Nekrose von Zellen oder Zellengruppen sehr mannigfaltige chemische Umsetzungen stattfinden können, findet in dem Verhalten der Membranen toter Zellen und in vielen anderen Symptomen (s. o. p. 380) seinen mikroskopisch leicht erkennbaren Ausdruck. Die Untersuchung der nekrotischen Herde und ihrer Umgebung führt zu dem Gedanken, daß manche bei der Nekrose oder Nekrobiose (s. o. p. 381) entstehenden Stoffe mit der Entstehung und Ausbildung gewisser Formen der Wundgewebe in ursächlichen Zusammenhang zu bringen sind. Vor allem kommt dabei die Bildung des Wundkorkes in Betracht, der rings um nekrotische Herde im Innern der Pflanzenorgane oder unter den durch Trauma bloßgelegten, toten Zellen sich bildet¹⁾, während bei schizogenen Lückenbildungen, bei welchen kein Zellentod und kein nekrotischer Zerfall des Zelleninneren erfolgen, Korkbildung nicht beobachtet wird.

Der Gedanke, daß ein aus den verletzten Zellen stammender Stoff die Nachbarschaft zu anomalen Teilungen anregt, ist zuerst von WIESNER ausgesprochen worden²⁾. Besonders fruchtbar hat ihn in den letzten Jahren HABERLANDT durch seine den „Wundhormonen“ oder Wundreizstoffen gewidmeten Untersuchungen gemacht.

Von den Versuchen, durch welche HABERLANDT seine Wundhormonlehre gestützt hat, halte ich diejenigen für die wichtigsten, welche an Sukkulantenblättern ausgeführt worden sind: auf Riß- und Bruchflächen entstehen keine neue Zellteilungen, da auf ihnen keine verletzten Zellen liegen, und keine Wundhormone gebildet werden: an Schnittwunden dagegen treten Zellteilungen ein (Fig. 271). An hormonfreien Wunden aber kann man Teilungen dann hervorrufen, wenn man auf jene Wundflächen hormonhaltige Gewebesäfte aufträgt. Weiterhin erwähne ich die mit Kohlrabiknollen und *Peperomia*-Blättern angestellten Versuche: an den mit Wasser abgespülten Wundflächen treten keine Zellteilungen auf — da an ihnen nach HABERLANDT die erforderlichen Hormone nicht mehr vorhanden sind; trägt man hormonhaltigen Gewebebrei auf die gespülte Wundfläche auf, so sind die chemischen Bedingungen für Teilungen wieder gegeben³⁾. REICHE⁴⁾ hat schließlich gezeigt, daß arteigener Gewebesaft, mit dem man die Interzellularräume der Versuchspflanzen füllt, typische Wundreaktionen — Teilungen und Kalluswucherungen — an diesen dort auslösen kann, wo die injizierten Stoffe zur Wirkung kommen können (Fig. 272): es erfolgen um die in den Interzellularräumen liegenden Injektionsrückstände Zellen-

1) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 281. — Der Sauerstoff, dessen Bedeutung für die Wundkorkbildung oben auseinander zu setzen war, ist vielleicht für die Entstehung der wirksamen chemischen Stoffe von besonderer Wichtigkeit. — Vgl. auch NORDHAUSEN, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **44**, 557, 599).

2) WIESNER, Die Elementarstruktur u. d. Wachstum d. lebenden Substanz. Wien 1892, 103, 105 ff.

3) Vgl. z. B. HABERLANDT, Wundhormone als Erreger von Zellteilungen (Beitr. z. allg. Bot. 1921, **2**, 1). Üb. Zellteilungshormone u. ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung usw. (Biol. Zentralbl. 1922, **42**, 145).

4) REICHE, HILDEG., Üb. Auslösung v. Zellteilungen durch Injektion v. Gewebesäften u. Zelltrümmern (Zeitschr. f. Bot. 1924, **16**, 241).

teilungen, oder es entstehen kallöse Wucherungen, welche die Injektionsmassen, vielleicht von chemotropischen Einwirkungen geleitet, völlig umwachsen¹⁾.

HABERLANDT hat den Wundhormonen weitreichende Bedeutung für die Erklärung der verschiedenartigsten pathologischen und auch einiger

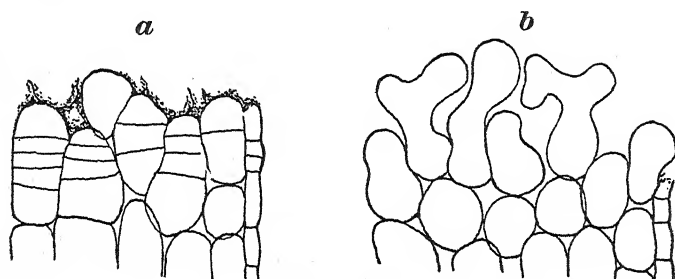


Fig. 271.

Wirkung von Riß- und Schnittflächen auf das Grundgewebe der Blätter von *Sedum spectabile*: *a* Rißfläche (nekrothormonfrei), Kallusblasen, keinerlei Teilungen, *b* Schnittfläche (hormonhaltig) mit zahlreichen Teilungen. Nach HABERLANDT.

normalen Vorgänge beizumessen für zulässig gehalten: die neue Lehre wirft nach HABERLANDT Licht auf die Ätiologie der Thyllen wie der

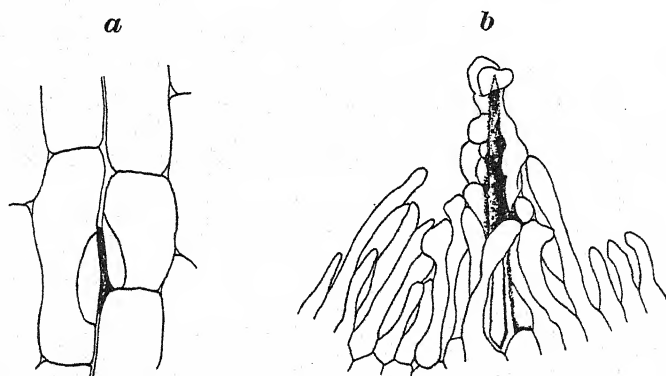


Fig. 272.

Wirkung der injizierten Wundhormone: *a* Zellteilungen rings um einen in den Interzellularräumen liegenden Injektionsrest (etiologischer Sproß von *Solanum tuberosum*), *b* Kalluswucherung um einen mit Injektionsstoff bedeckten Trichoblasten von *Nymphaea Leydeckeri*. Nach REICHE.

Gallen, sogar auf die der Tumoren des Tier- und Menschenkörpers. FR. WEBER hat einige Frühtreibemethoden (Quetschen, Anstechen der Knospen usw.) auf die in den Vegetationspunkten entstehenden Wundhormone zu-

1) Kallöse Wucherungen nach lokaler „Düngung“ der Pflanzengewebe mit Insektenkot beobachtete KÜSTER (Gallen d. Pfl. 1911, 280) in *Pontania*-Gallen auf Weidenblättern.

rückzuführen versucht¹⁾. Auch von Vertretern der humanen Pathologie ist dasselbe Erklärungsprinzip als fruchtbar bezeichnet worden²⁾.

HABERLANDTS Versuche, auch die Prozesse der normalen Eibefruchtung mit dem nämlichen neuen Prinzip zu erklären, halte ich nicht für glücklich. —

Eine für Art und Gattung spezifische Wirkungsweise kommt, wie Versuche an Krassulazeen gezeigt haben, hormonhaltigen Preßsäften nicht zu: Gewebesäfte, die aus Arten der nämlichen Familie gewonnen sind, können oft Teilungen auslösen, Säfte aus anderen Familien sind meist unwirksam oder sogar schädlich. „Jedenfalls herrscht kein Parallelismus zwischen Wirksamkeit der Gewebesäfte und systematischer Verwandtschaft.“ Ob den „Nekrohormonen“ verschiedener Zellenarten derselben Spezies verschiedene Wirkungen zukommen können, ist eine Frage, die auch mit Rücksicht auf den Befund, daß obliterierte Stomata keine Wundgewebsbildung veranlassen, und auch die Phloëmnekrose alternder Leitbündel (s. o. p. 384) nichts bewirkt, experimentelle Prüfung verdient.

WEBER³⁾ freilich findet in dem negativen Ausfall, den die Prüfung der Wundhormone verschiedener Pflanzen auf spezifische Wirkungen ergeben hat, Anregung zu der Vermutung, daß es sich bei jenen wie bei den Wundhormonen um Stoffe handelt, welche die Wasserstoffionenkonzentration der Zellen ändert (s. o. p. 445).

Tritt nach Nekrose in der lebenden Nachbarschaft Wundkorkbildung ein, so wird ein Einfluß der chemischen Qualität und des histologischen Charakters der abgestorbenen Elemente auf den Prozeß der Korkbildung und die Qualitäten der entstehenden Korkzellen nicht erkennbar.

Auch bei der Bildung des Kallus und des Wundholzes spielen vielleicht die an den Wundflächen entstandenen Stoffe eine Rolle. — NAKANO macht in seinen Annahmen die Entstehung des Kallusgewebes von Wund- und Leptohormonen abhängig⁴⁾.

Die unvollkommene Entwicklung der Chlorophyllkörner im Kallusgewebe, in unterirdischen, metaplastisch ergrünenden Organen (s. o.) und ähnl. möchte ich ebenfalls auf die Wirkung der von den Geweben selbst produzierten Stoffe zurückführen und in analoger Weise das Zustandekommen „apochlorotischer“ Diatomeen usw. in organischen Nährsubstraten erklären. —

Über die infektiöse Panaschierung und ihre Ursachen war oben (p. 16) schon zu sprechen.

Wirkungen einseitiger Angriffe.

Die Symmetrieverhältnisse eines Organs oder Organsystems werden oft durch innere Bedingungen, in anderen Fällen durch die Außenwelt und ihre anhomogenen Angriffe bewirkt⁵⁾.

1) WEBER, FR., Theorie d. Meristembildung (Die Naturwiss. 1924, **12**, 289).

2) NASWITIS, K., Üb. Auslösung v. Zellvermehrungen durch Wundhormone bei höheren Säugetieren u. d. Menschen (D. Med. Wochenschr. 1922, **48**, 187). BIER (Münch. med. Wochenschr. 1923, **70**). Vgl. auch die ablehnenden Stimmen bei HABERLANDT, FR. LEVY & VOSS (Klin. Wochenschr. 1923, **2**, 547).

3) WEBER, a. a. O. 1924.

4) NAKANO, Unters. üb. Kallusbildung u. Wundheilung bei Keimpfl. II (Ber. d. D. Bot. Ges. 1924, **42**, 267).

5) GÖBEL, Organographie d. Pfl. 2. Aufl. 1913, **1**, 446 ff.

Was für die äußere Gestaltung der Pflanzen gilt, ist auch für die Verteilung der Gewebe zutreffend.

Die charakteristisch-symmetrische Ausbildung, welche viele Organe unter normalen Umständen erfahren, ist weniger das Resultat der die betreffenden Organe in entsprechend symmetrischer Verteilung angreifenden Außenbedingungen, als das der Wirkung der zwischen den einzelnen Teilen der Pflanze bestehenden Korrelationen. Geraten die Teile des Ganzen unter verschiedenartige Bedingungen, so werden nicht nur die Wirkungen der veränderten Bedingungen, sondern auch die der gestörten Korrelationen in der Ausbildung des Ganzen zum Ausdruck kommen.

WORTMANN¹⁾, ELFVING u. a. haben beobachtet, daß Sprosse, die in horizontale Lage gebracht und an der geotropischen Aufkrümmung gewaltsam gehindert werden, anatomische Veränderungen im Rindengewebe aufzuweisen haben: auf der Unterseite bleiben die Zellen dünnwandig, auf der Oberseite werden sie dickwandig.

Eingehendes Studium hat BÜCHER²⁾ den genannten Veränderungen, welche aus radiär-symmetrischen Organen monosymmetrisch gebaute werden lassen, gewidmet. Durch die Verhinderung der geotropischen Aufkrümmung kommen offenbar die Gewebe der Versuchspflanzen insofern in abnorme mechanische Bedingungen, als die durch den Schwerkraftreiz zum Wachstum angeregte Unterseite unter Druckspannung, die Oberseite unter Zugspannung gerät. BÜCHER konnte durch gewaltsame Krümmung jugendlicher, noch wachstumsfähiger krautiger Sprosse die Kollenchym-, Bast- und Holzelemente auf der (unter Zugspannung stehenden) konvexen Seite besonders dickwandig werden lassen, während die Elemente der (unter Druckspannung stehenden) konkaven Seite schwächere Membranverdickungen aufwiesen als gleichalterige normal gewachsene Sprosse (Fig. 273). BÜCHER bezeichnet die durch gewaltsame Krümmung entstandenen Strukturano-malien als Kamptotrophismus, die analogen nach Inhibierung der geotropischen Aufkrümmung entstandenen als Geotrophismus: die nach Unterdrückung heliotropischer Krümmungen entstehende monosymmetrische Ausbildung von Pflanzenorganen hat man als Heliotrophismus bezeichnet.

Wie Fig. 273 erläutert, verhalten sich die Zellen hinsichtlich ihres Volumens derart, daß an der unter Zugspannung geratenen Seite die Zellen klein bleiben, während sie auf der Druckspannungsseite ansehnlich groß werden, so daß die Rinde und auch der Xylemkörper der Achsen erheblich breiter ausfallen als unter normalen Umständen; die Exzentrität kann sehr auffällig werden (*Euphorbia heterophylla*).

Das besondere Interesse, das BÜCHERS Ergebnisse beanspruchen, liegt darin, daß ungleiche mechanische Inanspruchnahme der einander gegenüberliegenden Seiten eines Organes deutliche Wirkungen auf seine Ausbildung hat, während allseits im gleichen Sinne und gleich stark wirkende mechanische Inanspruchnahme diese Wirkungen nicht hat³⁾.

1) WORTMANN, Z. Kenntn. d. Reizbewegungen (Bot. Zeitg. 1887, **45**, 819); ELFVING, Z. Kenntn. d. Krümmungserscheinungen (Ofversigt of finska Vet. Soc. Forhandl. 1888, **30**).

2) BÜCHER, Anat. Veränd. bei gewaltsamer Krümmung u. geotrop. Induktion (Jahrb. f. wiss. Bot. 1806, **43**, 271).

3) Vgl. auch PFEFFER, Pflanzenphysiologie 1904, 2. Aufl., **2**, 669. Anm.

Die sekundären Gewebe zeigen ähnliche kamptotrophische Reaktionen wie die primären. Bei gekrümmten Sprossen von *Ficus pumila* sehen wir die Achsen an den gekrümmten Zonen exzentrisch in die Dicke wachsen; auf der Konkavflanke sind die Holz- und Bastzellen größer und zahlreicher als an der Konvexflanke ¹⁾).

Alle bisher erwähnten Fälle laufen auf ungleiche mechanische Inanspruchnahme gegenüberliegenden Seiten eines Organes hinaus. Es läßt sich erwarten, daß auch bei monosymmetrisch verteilter Beeinflussung durch andere Agentien bestimmte, den von BÜCHER studierten vergleichbare Strukturanomalien zustande kommen werden, die bei allseits gleich starkem Angriff durch dieselben Faktoren nicht hervorgerufen werden. Die Frage, ob einseitiger Kontakt, einseitige Belichtung, einseitig geförderte Transpiration, einseitig angreifende Reize anderer Art Trophien in dem hier erörterten Sinne hervorgerufen, bedarf noch der näheren Untersuchung ²⁾.

Schließlich gehören in diesen Zusammenhang wohl noch viele der von NOLL als Äußerungen der „Morph-

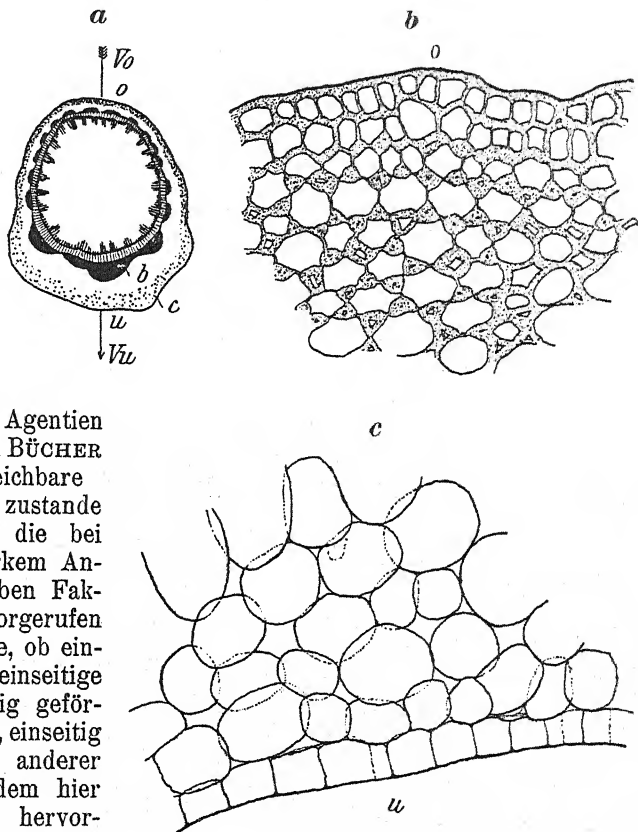


Fig. 273.

Geotropisms. a Hypokotyl von *Ricinus communis* (Querschnitt), o obere, u untere Seite, b Bastbündel, c Kollenchym, Vo—Vu Lotlinie; — b kollenchymatische Ausbildung des Rindengewebes an der oberen Seite (o); — c dünnwandiges Gewebe an der Unterseite (u). Nach BÜCHER.

1) TRÜLZSCH, Üb. d. Ursachen der Dorsiventralität der Sprosse v. *Ficus pumila* u. einigen and. Pfl. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1914, 54, 1, 26). — Weitere Literatur über Geo- und Kamptotropismus VÖCHTING, Zur exper. Anat. (Nachr. Ges. Wiss., Göttingen 1902, 38, Heft 5); Unters. z. Phys. u. Path. der Pflanzenkörper 1908, 254 ff.; BALL, Einfluß v. Zug auf d. Ausbildung der Festigungsgewebe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, 39, 328); NEUBERT, Geotropismus u. Kamptotropismus bei Blattstielen (Beitr. zur Biol. der Pflanzen 1911, 10, 299); KERSTAN, Üb. d. Einfluß d. geotropischen und heliotrophischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben (Beitr. zur Biol. der Pflanzen 1909, 9, 163; keine Turgorvariationen bei geo- usw. trophischen Veränderungen).

2) Beiträge bei TRÜLZSCH, a. a. O. 1914.

ästhesie“ beschriebenen Wachstumserscheinungen, die an gekrümmten Wurzeln, Algen, Pilzfäden usw. beobachtet werden¹⁾.

* * *

Die Ergebnisse, die die Untersuchung gewaltsam gekrümmter Sprosse gezeigt hat, verspricht Fortschritte im kausalen Verständnis mancher normaler Gewebebildungen, z. B. der Erscheinungen des exzentrischen Dickenwachstums, der Epitrophie und Hypotrophie, der monosymmetrischen in Blüten-²⁾ und Fruchtsielen³⁾ gefundenen Strukturen.

Von denjenigen Gewebestrukturen, die man mit gleichem Recht als normal wie als pathologisch bezeichnen kann, möchte ich wenigstens eine hier erörtern, das Rotholz.

Bei den Koniferen ist die Holzproduktion der horizontalen Äste auf Ober- und Unterseite nicht nur quantitativ verschieden, sondern auch qualitativ: auf der Oberseite entsteht das helle „Weißholz“, auf der Unterseite das dunklere härtere „Rotholz“. Wie wir namentlich durch HARTIG'S Untersuchungen⁴⁾ erfahren haben, bestehen zwischen Weiß- und Rotholz bemerkenswerte histologische Unterschiede: das Rotholz besteht vorwiegend oder ausschließlich aus dickwandigen Tracheiden, die kürzer sind als die normalen, oft ansehnliche Interzellularräume zwischeneinander freilassen

1) NOLL, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln (Landw. Jahrb. 1900, **29**, 361); Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz (Biol. Zentralbl. 1903, **23**, 281, 404); NORDHAUSEN, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **44**, 557); KÜSTER, Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie (Progr. rei bot. 1908, **2**, 455, 473); LUNDEGÅRDH, H., Exper. Unters. üb. d. Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen v. *Coleus hybridus* (Arch. f. Entwicklungsmechanik 1913, **37**, 509).

2) RICÔME, Rech. expér. sur la symétrie des rameaux floraux (Ann. sc. nat. bot. sér. 3, 1893, **7**, 293); PLADECK, Der anatomische Bau gamo- und karpotropisch beweglicher Blütenstiele. Dissertation, Breslau 1909.

3) KELLER, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung von Festigungsgeweben. Dissertation, Kiel 1904.

4) HARTIG, R., Das Rotholz der Fichte (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1896, **5**, 96); Holzuntersuchungen, Altes und Neues 1901. — Weitere Literatur über das Rotholz: MER, De la formation du bois rouge dans le sapin et l'épicéa (C. R. Acad. Sc. Paris 1887, **104**, 376); KONONTSCHUK, Über örtliche und einseitige Festigkeit des Holzes (Jahrb. d. Petersburger Forstinstituts 1888, **2**; zitiert nach SONNTAG, s. u.); GIESLAR, Das Rotholz der Fichte (Zentralbl. ges. Forstwesen 1896, 149); ANDERSON, Über abnorme Bildung von Harzbehältern und andere zugleich auftretende anat. Veränderungen im Holz erkrankter Koniferen (Forstl. naturwiss. Zeitschr. 1896, **5**, 439); WIESNER, Experimenteller Nachweis paratonischer Trophiceen beim Dickenwachstum des Holzes der Fichte (Ber. d. D. bot. Ges. 1896, **14**, 180); SONNTAG, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 71); METZGER, K., Über d. Konstruktionsprinzip d. sekund. Holzkörpers (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1908, **6**, 249); JACCARD, P., Étude anat. de bois comprimés (Mitteil. Schweiz. Zentralanst. f. d. forstl. Versuchswesen 1913, **10**, 71); vgl. auch die bei den „Mechanomorphosen“ genannte Literatur (p. 432 ff.); ENGLER, A., Tropismen u. exzent. Dickenwachstum d. Bäume, Zürich 1918; JACCARD, P., Nouv. rech. s. l'accroissement en épaisseur des arbres etc., Lausanne-Genève 1919. — Beobachtungen über das relativ selten beobachtete Rotholz an Wurzeln bei LÄMMERMAYER (Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 1901, **110**, Abt. I) und URSPRUNG (Über das exzentrische Dickenwachstum an Wurzelkrümmungen usw. Beih. z. bot. Zentralbl. Abt. I, 1913, **29**, 159, 187).

(vgl. Fig. 274) und durch die Spiralstruktur ihrer Verdichtungsschichten auffallen.

Rotholz entsteht an der Unterseite der plagiotropen Seitenäste. Weißholz an ihrer Oberseite. Schon HARTIG hat diesen Unterschied mit der Wirkung des Gewichts der Äste in kausalen Zusammenhang gebracht: diejenige Seite, deren Gewebe unter Druckspannung steht, weist Rotholz auf („Druckholz“), die unter Zugspannung stehende bildet Weißholz („Zugholz“). Damit stimmt überein, daß die orthotropen Hauptachsen an derjenigen Seite, die unter der Einwirkung des Windes auf Druckspannung in Anspruch genommen zu werden pflegt — also an der Leeseite — Rotholz entstehen lassen. In Gegenden, in welchen Westwinde vorherrschen, ist die Rotholzseite stets nach Osten gewandt.

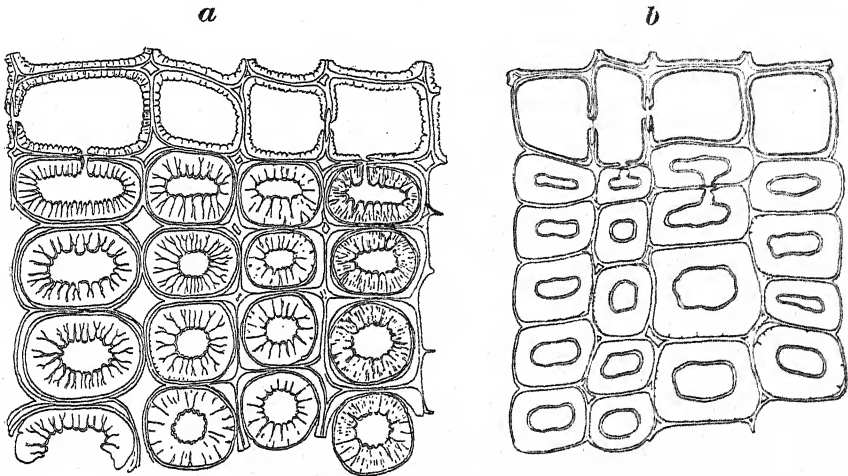


Fig. 274.

Rotholz (a) und Weißholz (b) der Fichte. Nach HARTIG.

Auf die Diskussion der Frage, ob Rotholzbildung noch als normales oder bereits als anomales Phänomen einzuschätzen ist, dürfen wir verzichten. Als abnorme Rotholzbildungen werden auf alle Fälle diejenigen anzusehen sein, welche von den bisher geschilderten abweichen.

Ändert sich die Lage der Äste zum Erdradius, so ändert sich auch die Rotholzbildung in ihnen hinsichtlich der Orientierung der roten Jahresringstücke. Fig. 275 zeigt den Querschnitt durch einen Ast, der nach mehrjähriger Rotholzbildung eine Drehung erfahren und nach ihr seine Rotholzbildung an der entgegengesetzten Seite fortgesetzt hat¹⁾.

Für die kausale Erkenntnis lernen wir aus diesen Anomalien zunächst nichts Neues.

Fig. 276 zeigt eine weitere Rotholzanomalie, die in einem plagiotropen, von *Viscum album* infizierten *Pinus*-Zweig beobachtet wurde; der Querschnitt, den die Figur darstellt, wurde ungefähr 10 cm oberhalb der Infektionsstelle gewonnen: die Rotholzbildung ist ganz unregelmäßig: manche Jahresringe haben auf der Unter-, manche andere auf der Oberseite des Zweiges

1) Andere abnorme Fälle bei HARTIG, a. a. O.

Rotholz gebildet, andere zeigen auf beiden Seiten deutliche Rotholzseihen, während besonders schmale Jahreszuwachszone kaum Andeutungen von Rotholzbildung erkennen lassen. Besonders zu beachten ist, daß auch bei ganz unregelmäßig geformten Jahresringen die Rotholzbildung vorzugsweise dort eintritt, wo die Zuwachszone ihre größte Breite aufweist. Die Beziehungen zwischen der Rotholzverteilung und der Querschnittsform des Stammes sind unverkennbar.

Weitere Beiträge hat JACCARD¹⁾ zur Kenntnis der Rotholzanomalien und der Ursachen der Rotholzbildung geliefert; bei den von ihm studierten Exemplaren der *Pinus montana* var. *uncinata* aus dem Torfmoor La Vraconnaz sah JACCARD schon im Frühjahr dickwandige typische Rotholztracheiden entstehen,

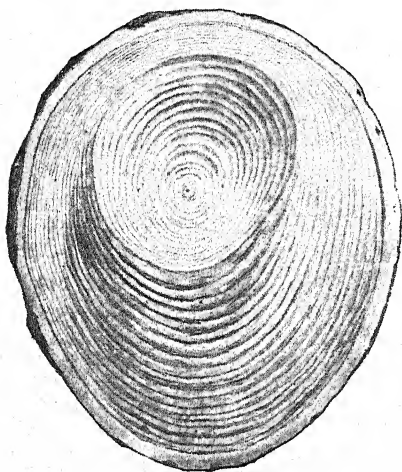


Fig. 275.

Abnorme Verteilung des Rotholzes an der Fichte.
Nach HARTIG.

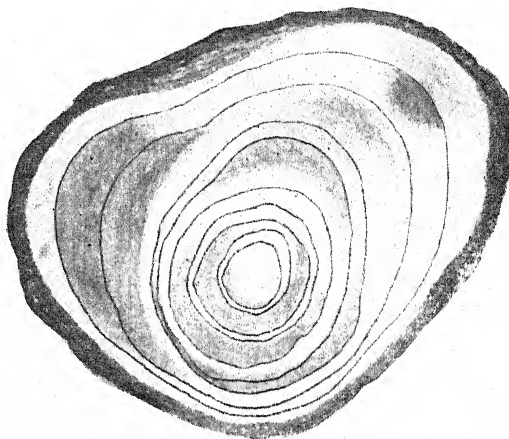


Fig. 276.

Rotholz-anomalie. Querschnitt durch einen von *Viscum album* infizierten Kiefernzweig (*Pinus silvestris*).

die Produktion der aufeinanderfolgenden Jahre aber sich ganz verschieden gestalten; in anderen Fällen tritt die Rotholzbildung bald auf der Ober-, bald auf der Unterseite des Astes auf u. a. m. JACCARD schließt aus derartigen Anomalien, daß auch unabhängig von mechanischen Wirkungen und anscheinend unter dem Einfluß abnormer trophischer Bedingungen Rotholz entstehen kann. Histologisch stimmt das von JACCARD studierte „heterotopisch“ gebildete Rotholz mit dem typischen überein.

Die von JACCARD geschilderten Fälle sind von großem Interesse für die Entwicklungsmechanik der Pflanzengewebe, und ihre nähere Analyse wird es vielleicht möglich machen, die Veränderungen zu ermitteln, die durch dorsiventrale mechanische Inanspruchnahme in den Ästen der Koniferen und anderer Gewächse hervorgerufen werden und ihrerseits die dorsiventrale Ausbildung der Gewebe veranlassen.

1) JACCARD, Über abnorme Rotholzbildung (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, **30**, 670). Über experimentell erzeugte, aber ätiologisch keineswegs geklärte Rotholz-anomalien berichten EWART & MASON-JONES, die an gewaltsam gekrümmten Zweigen Rotholz entstehen sahen, in einem Falle auf der konkaven und der konvexen Seite des gekrümmten Zweiges (The formation of red wood in conifers. Ann. of bot. 1906, **20**, 201).

Analoge Unterschiede bestehen bei den Laubböhlzern im Bau des Oberseiten- und des Unterseitenholzes horizontaler Äste. Das auf der Oberseite liegende, vornehmlich auf mechanischen Zug in Anspruch genommene Holz (Zugholz) wird, wie namentlich JACCARD¹⁾ ausgeführt hat, gekennzeichnet durch sehr dickwandige, aber schwächer verholzte Fasern (*fibres de tension*), durch Reduktion der Gefäße, in vielen Fällen durch reichliche Entwicklung der Markstrahlen und ihrer Inhaltsstoffe und durch die sehr regelmäßige radiale Anordnung der Holzelemente; die Wände der Zugholzfaser bestehen vorzugsweise aus Hemizellulosen und Pektinverbindungen (METZGER, HERIC, JACCARD).

Die Befähigung zur Zugfaserbildung ist nach JACCARD außerordentlich weit verbreitet (*Quercus, Ailanthus, Fagus, Alnus, Aesculus, Fraxinus, Betula, Populus, Robinia*); merkwürdigerweise ist *Tilia* von dieser Fähigkeit ausgeschlossen, desgleichen *Liriodendron tulipiferum*. —

Ob bei der Genese der monosymmetrischen Gewebeformationen eine dorsiventrale Verteilung besonderer Stoffwechselprodukte wirksam ist (vgl. LUNDEGÅRDH a. a. O.), muß dahingestellt bleiben.

Physikalische und physiologische Isolierung.

Wie dem Morphologen, leistet auch dem experimentell arbeitenden Anatomen beim Studium der zwischen Geweben und Organen bestehenden Korrelationen die Methode der Trennung und Isolierung irgendwelcher Anteile des Organismus wertvolle Dienste.

Auf diese Methode war bereits bei Besprechung der Zytogenese und des Einflusses Bezug zu nehmen, den der Zellenkern auf das Leben des Protoplasten, auf seine restitutive Membranbildung (p. 165) usw. hat, und auf derselben Methode beruhte die Feststellung des Einflusses der phloëmatischen Zellen auf den Prozeß der Zellteilung (p. 472).

Gewebe voneinander zu trennen ist freilich für den Pflanzenphysiologen eine Aufgabe, die sich nur in besonderen Fällen ohne ernsthafte Schädigung der isolierten Anteile durchführen läßt; Trennung und Isolierung von Organen ist dagegen leicht durchführbar und namentlich bei Behandlung der Fragen der Organumbildung und Organneubildung, hiernach aber auch bei Erforschung der Entwicklungsmechanik der Gewebe oft mit ausgezeichnetem Erfolg angewandt worden.

Bei Beurteilung der Wirkungen, welche die Zerstückelung eines Organismus auf die Entwicklung seiner Teile hat, und des Aufschlusses, den uns Experimente solcher Art über die zwischen den Geweben und Organen herrschenden Beziehungen geben können, wird zu erwägen sein,

1) JACCARD, P., Methode expér. appl. à l'étude des actions mécan. capables d'influer sur la forme des arbres (Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges. 1915); Bois de tension et bois de compression dann les branches dorsiventr. des „feuillus“ (Rev. gén. de bot. 1917, **29**, 225). METZGER, K., Üb. d. Konstruktionsprinzip d. sekund. Holzkörpers (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1908, **6**, 249); HERIC, P. G., Z. Anat. exzent. gebauter Hölzer, Diss., Freiburg, i. Br., 1915. — Vgl. ferner KNY, Üb. d. Dickenwachstum d. Holzkörpers, Berlin 1882; LÄMMERMAYER, a. a. O. 1901; BARANETZKY, J., Üb. d. Ursachen, welche die Richtung d. Äste d. Baum- u. Straucharten bedingen (Flora 1901, **89**, 138). — Über die Zugholzeigentümlichkeit der Laubholz wurzeln siehe JACCARD, Struct. anat. de racines hypertendues (Rev. gén. de bot. 1914, **25** bis, 359). — Über Versuche die Exzentrizität der Laubbaumäste durch Aufhebung der Schwerewirkung umzukehren, vgl. JACCARDs neue Versuche: Inversion de l'excentricité des branches produite expérimentalement (Rev. gén. de bot. 1920, **32**, 273).

daß mit jedem abgelösten Stück von dem Organismus eine Produktionsstätte eigenartiger Stoffwechselprodukte in Abzug zu bringen ist, und zugleich ein stoffverbrauchender Anteil, dessen Wegfall für die übrigbleibenden einen um so größeren Zuwachs an disponiblen Stoffen mit sich bringt, je stärker der eigene Verbrauch des genommenen Anteils gewesen wäre.

Angesichts der Schwierigkeit, welche die Analyse der hierin begründeten Korrelationen mit sich bringt, bedeutet die „physiologische“ Isolierung gegenüber der physikalischen einen Fortschritt: die Wirkungen eines in Wachstum und Entwicklung begriffenen Organes auf ein anderes oder auf den Gesamtorganismus kann dadurch erwiesen werden, daß wir ein Organ oder eine Organgruppe durch Eingipsen am Wachstum hindern, durch Einführung in Wasserstoffatmosphäre am Atmen, durch Verdunkelung grüner Teile an der Kohlenstoffassimilation oder durch Ringelung oder durch Narkose der zwischen ihm und anderen Organen liegenden Achsenstücke am normalen Stoffaustausch¹⁾.

Die Entwicklungsmechanik der Pflanzengewebe hat bisher nur die ersten Schritte auf dem Wege der Analyse getan, die durch physikalische oder physiologische Isolierung erreichbar scheint. In allen Fällen, auf die Bezug zu nehmen sein wird, scheint eine Unterbrechung, Stauung und Ablenkung der Nährstoffströme das Maßgebende zu sein; die Wirkungen, von welchen zu sprechen sein wird, laufen im wesentlichen auf experimentell erzielbare quantitative Anomalien im Gewebebau hinaus, daneben auf Änderungen in der Entwicklungsrichtung. Wenn es gelingt, nach Hemmung des Wachstums irgendwelcher Teile bestimmte andere Teile in ihrer Entwicklung zu fördern, werden wir von kompensatorischem Wachstum sprechen; diesem Terminus soll freilich kein finaler Sinn gegeben werden, es soll mit ihm nur auf die Tatsache der gesteigerten Entwicklung, nicht auf wirkliche oder vermeintliche, erwiesene oder vermutete Zweckmäßigkeit solcher Steigerung hingewiesen werden.

* * *

Isolierte Blätter vieler Pflanzen kann man, wie aus der Praxis der Gärtner längst bekannt ist, unter geeigneten Bedingungen sehr lange am Leben erhalten, ja es gelingt sogar, ihre Lebensdauer über die Grenze hinaus zu verlängern, die ihnen im normalen Zusammenhang erreichbar gewesen wäre.

Die anatomischen Veränderungen, die an isolierten Blättern wahrnehmbar werden können, sind oft beträchtlich²⁾; sie betreffen einerseits das Mesophyll, dessen Zellen starkes Wachstum, ja sogar Teilungen erfahren, und dessen Chloroplastengehalt zunimmt, — andererseits die Leit-

1) MAC CALLUM, W. B., Regeneration in plants (Bot. Gaz. 1905, **40**, 241). Vgl. CHILD, CH. M., Die physiol. Isolation von Teilen des Organismus als Auslösnungsfaktor der Bildung neuer Lebewesen u. d. Restitution. Leipzig 1911, 8 ff.

2) Vgl. namentlich MER (Bull. soc. bot. France 1879, **26**, 1); MER, Des modif. de struct. subies par une feuille de lierre (ibid. 1886, **33**, 136); LINDEMUTH, Über Größerwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach der Bewurzelung (Ber. d. D. bot. Ges. 1904, **22**, 171); RIEHM, Beob. an isolierten Blättern (Zeitschr. f. Naturwiss. 1905, **77**, 281; Diss., Halle a. S.); MATHUSE, Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dikotyler Pflanzen. Diss., Berlin 1906, SMITH, L. H., Beob. üb. Regeneration u. Wachstum an isolierten Teilen v. Pflanzenembryonen. Diss., Halle a. S., 1907; WINKLER, Üb. d. Umwandl. d. Blattstieles z. Stengel; LÖHR, Beob. u. Untersuch. an sproßlosen Blattstecklingen. Diss., Bonn 1908.

bündel, die zur Produktion sekundärer Gewebe angeregt werden können. MER sah abgeschnittene Blätter von *Hedera helix* sich bewurzeln und jahrelang am Leben bleiben; in ihren Stielen vereinigten sich die ursprünglich isolierten Gefäßbündel durch sekundäre Gewebe zu einem einheitlichen Strang. Blattstiele von *Achyranthes Versaffeltii* nehmen nach Isolierung durch Bildung sekundärer Gewebe und Schließung des Holzkörpers geradezu Stammstruktur an (LÖHR) usw.

Isolierte *Sinningia*-Blätter bilden an dem Ende des Stiels ansehnlich große parenchymatische Knollen; man kann den Ort ihrer Entstehung am Stiel beliebig hoch hinauf schieben, indem man den Stummel des Stieles beliebig weit eingipst und dadurch von jeder Wachstumstätigkeit ausschließt. Löst man den Gipsverband, so kann nachträglich noch am Ende des Stieles eine weitere Knolle entstehen¹⁾ (Fig. 277).

In der Analyse der Bedingungen, welche das an isolierten Blättern wahrnehmbare, anomale Wachstum veranlassen, ist SIMON am weitesten vorgedrungen. Er betont die Bedeutung, welche die basale Stoffanhäufung auf die an der Basis der Blätter eintretenden Gestaltungsprozesse hat. Nach SIMON treten die Neubildungsvorgänge im Blattstiel erst dann ein, wenn die Zuckerkonzentration an der Blattstielbasis einen bestimmten Grad erreicht hat²⁾.

Ähnliche Wirkungen wie die Isolierung hat die Ringelung, durch welche die Verbindung der Blätter mit der Achse nicht aufgehoben, sondern nur die äußeren Gewebelagen des Stiels zerstört werden: SCHULTE beobachtete Wachstum der Mesophyllzellen, zumal des Palisaden- und Verstärkung des Leitbündelgewebes³⁾. —

Von den Wirkungen der Entblätterung auf die Achsenteile und ihre histologische Ausbildung war schon in dem die Hypoplasie behandelnden Abschnitt die Rede.

Entblätterte Triebe zeigen unvollkommene Ausbildung mancher Gewebe, so daß sie weich und biegsam bleiben (*Sambucus*, *Syringa*, *Heli-*

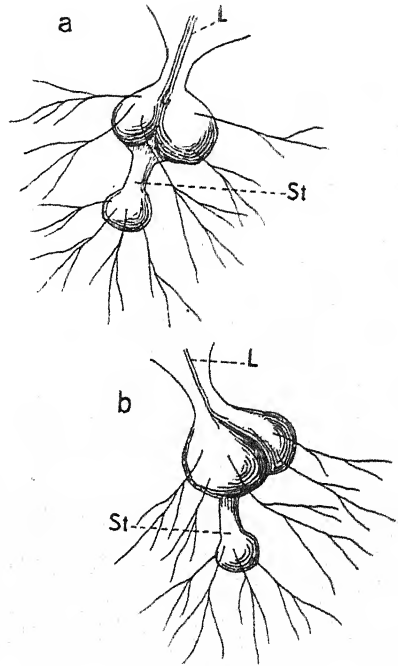


Fig. 277.

Knollenbildung an isolierten Blättern von *Sinningia*. Die seitlichen Knollen der Blattbasis sind nach Anlage eines Gipsverbandes, die endständige nachträglich nach dessen Beseitigung entstanden. St Blattstiel, L Mittelrippe. Nach SIMON.

1) SIMON, S. V., Üb. d. Beziehungen zwischen Stoffstauung u. Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern (Zeitschr. f. Bot. 1920, 12, 593).

2) Weitere Beiträge zur entwicklungsmechanischen Analyse bei Goos, a. a. O. 543.

3) SCHULTE, W., Über die Wirkungen der Ringelung an Blättern. Diss., Göttingen 1912.

anthus, *Aesculus* u. a.); jedoch erfährt das Kollenchym nach übereinstimmenden Ermittlungen der Autoren deutliche Förderung¹⁾.

BOIRIVANT²⁾ machte auf die Verstärkung aufmerksam, die der Chlorophyllgehalt der Achsenrinde erfährt, auf die Verstärkung des Rindengewebes und die Vermehrung der Stomata. BERTHOLD³⁾ und KRACKE untersuchten entblätterte Triebe auf Gerbstoff usw.; die Fasern sind nach KRACKE schwach entwickelt, ihr Lichtbrechungsvermögen nicht dem normalen gleich.

Sehr anschaulich konnte VÖCHTING die Wirkung der Entblätterung und die Wirkung einzelner Blätter auf die Entwicklung des Stammgewebes beim Kohlrabi demonstrieren: entfernt man auf einer Seite die Blätter einer Pflanze oder schließt sie durch Verdunkelung von der Assimilationstätigkeit

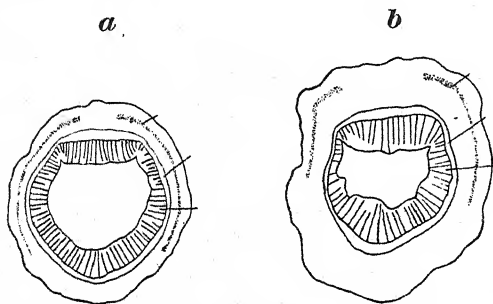


Fig. 278.

Wirkungen gestörter Korrelationen: Lokale Hemmung der Gewebsentwicklung durch lokale Änderung der Korrelationen; Querschnitte durch den normalen (a) Blattstiel von *Ptelea mollis* und den eines Blattes, dem ein seitliches Foliolum genommen worden ist (b). Nach NĚMEC.

nimmt man z. B. den Blättern von *Ptelea mollis* ein seitliches Foliolum, so entwickelt sich in den Blattstielen diejenige Flanke des Leitbündelzyinders, welche der Operationsstelle entspricht, besonders schwach — sowohl im Xylem als im Phloëm (Fig. 278); nimmt man dem Blatte ein seitliches und das terminale Blättchen, so kommt im oberen Teil des Stieles nur ungefähr die Hälfte des Bündelringes zu normaler Entwicklung.

Ein Analogon zu NĚMECS Objekten stellt die asymmetrische Ausbildung der Stiele panaschierter Blätter dar, auf deren Spreiten grüne

1) KRAUS, G., Üb. d. Ursachen d. Formveränderung etiolierender Pfl. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1869/1870, 7, 209, 243); JOST, Üb. Dickenwachstum u. Jahresringbildung (Botan. Zeitg. 1891, 49, 485); KRACKE, A., Beitr. z. Kenntn. d. morphol. u. anat. Korrelationen am Laubspieß. Diss., Göttingen 1915; RÜBEL, Ed., Exper. Unters. üb. d. Beziehungen zw. Wasserleitungsbahn u. Transpirationsverhältnissen bei *Helianthus annuus* (Beih. z. Botan. Zentralbl. 1920, 37, Abt. I, 1, 34 ff.; Entblätterung und Entblütung).

2) BOIRIVANT, A., Rech. s. l. organes de remplacement ch. l. plantes (Ann. sc. nat., sér. 8, 1897/1898, 7, 364).

3) BERTHOLD, G., Untersuch. z. Physiol. d. pflanzl. Organisation 1904, 2, 203.

4) VÖCHTING, Unters. z. experim. Anat. u. Path. des Pflanzenkörpers 1908, 51.

5) NĚMEC, Üb. d. Folgen einer Symmetriestörung bei zusammengesetzten Blättern (Bull. internat. Acad. sc. Bohême 1902).

und blasse Areale asymmetrisch verteilt sind; indessen werden wir uns bei Beurteilung dieser Objekte daran zu erinnern haben, daß die Hemmung in der Entwicklung chlorophyllfreier Teile nicht nur auf den lokalen Mangel an Assimilaten, sondern namentlich auf die Wirkung entwicklungshemmender Bestandteile der blassen Gewebe zurückzuführen ist (s. o. p. 30).

DANIELS überraschend große „Riesenblätter“ wurden zumal an Wasserreisern dadurch gewonnen, daß bald nach dem Ausbruch der Knospen die Blätter um Vegetationspunkte bis auf wenige Spreiten entfernt wurden; auffallende anatomische Veränderungen gibt DANIEL z. B. für *Acer pseudoplatanus* an, dessen Palisaden durch Streckung auf mehr als das Vierfache der normalen Höhe heranwuchsen¹⁾.

Auch Goos hat Entblätterungsversuche angestellt, derart daß ein Blatt erhalten blieb; seine Struktur wurde untersucht und mit der normalen verglichen²⁾. Das Assimilationsgewebe der Blätter nahm zu, die Leitbündel erfuhren eine Vermehrung ihrer Elemente (*Achyranthes*, *Hydrangea*, *Hedera* u. a.), bei *Acer* und *Pelargonium* fiel die bevorzugte Förderung des Phloëms (gegenüber dem Xylem) auf.

Über die komplizierten Korrelationen, die zwischen der Blattbildung und insbesondere der Gefäßentwicklung bestehen, haben JOST u. a. Untersuchungen angestellt, deren Resultate zu diskutieren hier zu weit führen würde³⁾. Jedenfalls wäre es voreilig, nur die lokale Zufuhr der Assimilate bzw. ihr Ausbleiben für die asymmetrische Ausbildung der in Fig. 278 dargestellten und ähnlicher Anomalien verantwortlich zu machen.

Versuche, durch Verdunkelung irgendwelche Anteile einer Pflanze physiologisch auszuschalten und dadurch die Histogenese der anderen zu beeinflussen, hat Goos angestellt: nur ein Blatt wurde dem Lichte ausgesetzt, alle anderen Teile der Versuchspflanzen wurden verdunkelt. Die Lichtblätter verhielten sich hinsichtlich ihrer Histogenese ebenso wie die nach Entblätterung beobachteten Blattindividuen (s. o.).

Daß durch Entfernung wachsender Teile, namentlich durch Entgipfelung, überhaupt durch Beseitigung zahlreicher oder sämtlicher Vegetationspunkte die Entwicklung der anderen Anteile eines Organismus sich korrelativ in abnorme Bahnen lenken läßt, ist eine Erfahrung, die namentlich den experimentell arbeitenden Morphologen vielseitige Resultate geliefert hat. Wir haben schon mehrfach auf die Wirkungen solcher Operationen Bezug zu nehmen gehabt (vgl. z. B. p. 361 und Fig. 237 b). Ebenso wie die Entfernung der Vegetationspunkte wirkt die Arretierung ihres Wachstums, die man durch Eingipsen oder Verschnürung erreichen kann. In vielen Fällen sehen wir diejenigen Teile des Organismus, welchen die Möglichkeit zu weiterem Wachstum bleibt, in ihrer Entwicklung stark gefördert werden und auch qualitativ durch ihre Gestalt und Gliederung sich von den entsprechenden normalen unterscheiden.

1) DANIEL, W., Z. Kenntnis d. Riesen- u. Zwergblätter, Diss., Göttingen 1913.

2) GOOS, H., Ü. d. anat. u. physiol. Verhalten eines einzelnen Laubbl. nach Ausschaltung der übrigen Assimilationsorgane (Beitr. z. allg. Bot. 1923, 2, 500; Diss., Berlin).

3) JOST, Ü. Beziehungen zw. d. Blattentwicklung u. d. Gefäßbildung in der Pflanze (Bot. Zeitg., Abt. I, 1893, 51, 98); MARKFELDT, Ü. d. Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pfl. usw. (Flora 1885, 63, 33). Weitere Literatur z. B. bei WINKLER, 1907, 63 (s. u. p. 496).

Die Blattspreiten entgipelter Pflanzen können beträchtliches Flächenwachstum erfahren und ihre Strukturen ähnlich verändern, wie es oben für isolierte Blätter anzugeben war (vgl. Fig. 279¹⁾).

Andererseits kann Wachstumsförderung irgendwelcher Teile auch korrelativ zur Hemmung des Wachstums anderer Teile desselben Individuums führen (kompensatorische Hemmung).

Kompensatorisches Wachstum führt oftmals nicht nur zur Größenzunahme der betreffenden Organe, sondern auch zu Anomalien der Gewebestruktur, die an einigen Beispielen erläutert werden sollen.

Wertvolle Aufschlüsse bringen die Experimente VÖCHTINGS²⁾.

Wurden an kräftigen Kohlrabipflanzen die Blütenstände und alle Achselknospen entfernt, so schwellen allmählich die Blatkissen zu um-

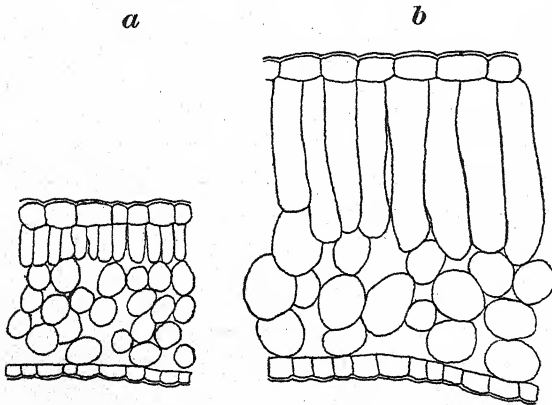


Fig. 279.

Wirkungen gestörter Korrelationen. *a* Querschnitt durch ein normales Blatt von *Achyranthes Verschaffeltii*; *b* durch das Blatt einer entgipfelten Pflanze.

Nach MATHUSE.

fänglichen, bis 2 cm breiten Körpern an, die „von dem Parenchym der Rinde des Kissens und von den darin verlaufenden Gefäßsträngen gebildet worden waren; diese hatten sich in seltsamer Weise gestaltet; sie waren teilweise zu runden, ringsum mit Kambium ausgerüsteten, mächtigen Körpern entwickelt. Das von dem Kambium erzeugte Gewebe bestand im Gefäßteile aus dünnwandigen Elementen, durch die sich Reihen kleiner Gefäße hinzogen“.

— Das abnorme Gewebe unterscheidet sich von dem normalen durch den Mangel an mechanischen Elementen und die geringe Lumenweite der Gefäße.

Bei enthauppteten *Helianthus*-Pflanzen finden sich analoge Verhältnisse: „auch hier im Stamme eine bedeutende Entwicklung des Parenchyms und ein Zurücktreten der mechanischen Elemente“, besonders in dem oberen Teil des Stengels. In einer tieferen Region werden auch nach der Operation Holzzellen produziert, doch sind sie kürzer als die normalen; allerhand Biegungen und Krümmungen sind häufig. An den Wurzeln der dekapierten *Helianthus*-Pflanzen sah VÖCHTING knollenähnliche Geschwülste entstehen. Auch die Blätter wachsen und werden

1) MATHUSE, a. a. O. 1906; LÖHR (a. a. O. 1908) konnte derartige Morphosen an entgipfelten Individuen nicht beobachten.

2) VÖCHTING, Z. Phys. d. Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 1); Zur exper. Anatomie (Nachr. K. Ges. Wiss. Göttingen Math.-naturw. Kl., 1902, Heft 5); Unters. z. exper. Anat. u. Path. des Pflanzenkörpers 1908; GÖBEL, Einleitung in die exper. Morphologie 1908; dort weitere Literaturangaben; vgl. ferner KRAUS, C., Untersuchungen über innere Wachstumsursachen u. deren künstliche Beeinflussung (Forsch.-Gebiet Agrikulturphysik 1881, **4**, 379); Einfl. des Entgipfels d. Pflanzen auf deren Entwicklung und Produktionsvermögen (ibid. 1885, **8**, 107).

größer und dicker als an nicht enthauppteten Pflanzen¹⁾. Ähnliche Resultate lieferten VÖCHTINGs ausgedehnte Versuchsserien am Kohlrabi.

Werden die oberirdischen, mit Reservestoffen gefüllten Ausläufer von *Oxalis crassicaulis* ihres Scheitels und sämtlicher Achselsproßanlagen beraubt, so entstehen durch Schwellung der Blätter und Internodien heteroplasmatische Geschwülste. Nach VÖCHTING sind die Zellen des Grundgewebes vorwiegend mit Vergrößerung an der Neubildung beteiligt; die Leitbündel sind ärmer an Gefäßen als die normalen, der Siebteil dagegen reichlich entwickelt, und zwischen Xylem und Phloëm liegen zuweilen umfängliche Parenchymwucherungen. In dem zur Knolle geschwellenen Stiel bleibt die Kollenchymentwicklung aus; die mechanischen Elemente, welche die Leitbündel zu begleiten pflegen, sind spärlich oder fallen ganz fort.

Der erste, welcher Korrelationsheteroplasien experimentell erzeugt hat, ist SACHS²⁾. „Entfernt man bei kräftig wachsenden Kürbispflanzen (*Cucurbita maxima*) alle Sproßvegetationspunkte . . . , so tritt eine sehr merkwürdige, bisher unbekannte Erscheinung auf: die Wurzelanlagen, welche rechts und links neben jedem Laubblattstiel im Gewebe des Stammes . . . sitzen, wachsen zu haselnuß- bis walnußgroßen, kurzgestielten Knollen aus . . . , an denen die Wurzelhaube verschwindet, der Vegetationspunkt unkenntlich wird, während sich der axiale Fibrovasalstrang (Achsenzylinder der Wurzel) in einen Kreis von isolierten Gefäßbündeln auflöst, die durch chlorophyllhaltiges Grundgewebe getrennt sind.“ Die Ähnlichkeit zwischen der normalen Achsenstruktur und dem Bau der abnormen *Cucurbita*-Knolle, auf die SACHS aufmerksam macht, gestatten es nicht, besondere Schlüsse auf den Charakter der Neubildung zu ziehen. Daß Wurzeln ergrünen, ist eine weitverbreitete Erscheinung, und die übrigen histologischen Charaktere, welche die Knolle von den normalen Wurzeln unterscheidet, erklären sich durch die Überproduktion von undifferenziertem Parenchym, die, wie wir bereits früher gehört haben, bei pathologischen Neubildungen der verschiedensten Art die gleiche große Rolle spielt.

Entgipfelung von Keimpflanzen wirkt lebensverlängernd auf die Kotyledonen, die stark heranwachsen, mit Chlorophyll und plastischem Material sich reichlich füllen. Selbst verfärbte Kotyledonen können nach Entgipfelung der Keimpflanzen neu ergrünen. A. WAGNER³⁾ hat diese Veränderungen eingehend beschrieben. Am Hypokotylachsenstück (*Ricinus*, *Helianthus* u. a.) beobachtete er ebenfalls Anreicherung des Chlorophylls, außerdem Hemmung der Gewebedifferenzierung und lokale Wucherungen — Vorgänge, wie sie von den durch Düngung überernährten Pflanzen her bekannt sind. —

Auch pathologische Gewebeneubildungen können „kompensatorisch“ durch die in ihrer Nachbarschaft sich abspielenden Wachstumsvorgänge

1) VÖCHTING, a. a. O. 1908; ROHRER, Exper. Unters. üb. d. Entwicklung hypertropher u. verzweigter Primärblätter u. Kotyledonen. Diss., Göttingen 1914 (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. I, 1915, **32**, 373).

2) SACHS, Gesammelte Abhandlungen, 1893, **2**, 1172.

3) WAGNER, A., Entwicklungsänderungen an Keimpfl., ein Beitr. z. exper. Morph. u. Path. (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 1918, **94**, 275). Als hypertrophisch die Struktur der Kotyledonen operierter Pflanzen anzusprechen (da Teilungen ausbleiben und große Interzellulare entstehen), wird nicht angehen; A. WAGNER führt selbst die Gründe an, welche dieser Bezeichnung im Wege stehen; vgl. auch ROHRER, G., Exper. Unters. üb. d. Entwickl. hypertropher u. verzweigter Primärblätter u. Kotyledonen (Beih. z. Botan. Zentralbl. Abt. I, 1915, **32**, 373).

gehemmt oder gefördert werden. Zurückschneiden des Kambialkallus bringt, wie wir schon vorhin hörten, den Markkallus zu ungewöhnlich üppiger Entwicklung (vgl. Fig. 265), andererseits wird die Entwicklung des an *Populus*-Stecklingen entstehenden Kallus durch Seitenzweigung gehemmt.

Gallen konnte VÖCHTING¹⁾ kompensatorisch zu abnorm starkem Wachstum bringen: die Produkte der *Heterodera radicola* an den Wurzeln von *Helianthus annuus* werden gewöhnlich nur 1—3 mm groß; an Sonnenrosen, die ihres blühenden Sproßgipfels beraubt worden waren, sah sie VÖCHTING 12—19 mm groß werden. Wenn man an Rosensträuchern, die von *Rhodites rosae* infiziert sind, zu einer Zeit, zu der die Gallen noch in den ersten Stadien der Entwicklung sich befinden, Wurzelschößlinge und Seitenzweige entfernt, so kann man — nach BEYERINCK²⁾ — einzelne der Zotten, welche die Bedegware bedecken, zu einfachen oder gefiederten Blättchen werden sehen.

Die Wirkungen der Zweigringelung sind darauf zurückzuführen, daß an irgendwelchen Teilen der Pflanzen die Tätigkeit der Phloëmstränge unterbrochen ist, die der Xylemanteile ihren Fortgang nimmt. Die Stoffstauung, welche oberhalb der Ringelungsstelle eintritt, bewirkt es, daß die Wundränder ober- und unterhalb der Ringelung sich quantitativ verschieden verhalten (vgl. z. B. Fig. 62, 75 u. 78). Bei *Cryptomeria japonica* und *Prunus mutabilis* sind geringelte Zweige nur oberhalb der Wunde Insektenangriffen ausgesetzt³⁾; — auf was für Unterschiede diese Erscheinung zurückzuführen ist, ob auf quantitative oder qualitative, muß dahingestellt bleiben.

Ich möchte hier eine von PRIESTLEY und WOLFFENDEN verteidigte Theorie erwähnen, nach welcher an jeder mit Wundkork heilenden Wunde nach der Verletzung und der Kutikularisierung der Wundfläche an dieser eine Saftstauung eintritt, die ihrerseits die Ursache der Wundkorkbildung sei⁴⁾.

Die Versuche, geförderte Haarbildung als kompensatorische Wachstumsleistung durch gleichzeitige Hemmung im Längenwachstum der Sprosse und andere Hemmungen der Organbildung zu erklären, scheint mehrfach versucht worden zu sein⁵⁾; einige der vorliegenden Angaben bedürfen der Nachprüfung (KRAUS).

Kompensatorisch-korrelative Beziehungen regeln offenbar in sehr vielen Fällen das Verhältnis zwischen Längen- und Dickenwachstum eines Organes. Hemmt man das Längenwachstum durch Beseitigung der Endknospe⁶⁾, so wird das Dickenwachstum gefördert.

1) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 169.

2) BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Zynipidengallen. Amsterdam 1882.

3) SHINTCHI, H., Effekt d. Ringelung auf d. Stoffwanderung bei *Cornus controversa* HEMTL. (Journ. Coll. Sci. Tokyo 1917, 37).

4) PRIESTLEY & WOLFFENDEN, The healing of wounds in potato tubers a. their propagation by cut seeds (Ann. appl. biol. 1923, 10, 96).

5) KRAUS, C., Beob. üb. Haarbildungen an Kartoffelkeimen (Flora, 1876, 34, 153); MER, Rech. expér. s. les conditions de développ. des poils radicaux (C. R. Acad. Sc. Paris 1879, 88, 665); HECKEL, Du pilosisme déformant dans quelques vég. (ibid. 1880, 91, 348).

6) JOST, Über Dickenwachstum und Jahresringbildung (Bot. Zeitg. 1891, 49, 485); SCHRÖDER, W., Zur experimentellen Anatomie von *Helianthus annuus*. Dissertation, Göttingen 1912 u. a.

Narkotika und Verunreinigungen der Atmosphäre durch giftige Gase hemmen das Längenwachstum; das Dickenwachstum wird — vielleicht korrelativ — gefördert¹⁾.

Ähnlich gestaltete und ebenso parenchymreiche Wucherungen wie nach Entgiftung oder Ringelung entstehen nach Infektion durch manche Gallentiere²⁾. Werden Sprosse durch solche an ihrem Längenwachstum gehindert, so können sie zu tonnen- oder kugelartigen Gebilden anschwellen (*Andricus inflator* auf *Quercus* u. v. a.). Blattstiele von *Populus* schwellen unterhalb der Gallen des *Pemphigus bursarius* mächtig an, oberhalb der Infektionsstelle bleiben sie schlank. Wie aus dem früher Gesagten hervorgeht, haben wir der Genese der Gallen gegenüber freilich allen Anlaß, sehr viel kompliziertere Beziehungen anzunehmen als rein korrelative.

Ein von mir beschriebenes Dipterozeididium an *Salix*³⁾ wird durch dieselben Wulstbildungen gekennzeichnet, die bei *Helianthus* an den Insertionsstellen der Blätter nach Dekapitation entstehen.

Die analoge Wirkung pflanzlicher Parasiten auf ihren Wirt findet in den von der Mistel befallenen Zweigen ein besonders drastisches Beispiel: gar nicht selten sind die misteltragenden Zweige unter der Infektionsstelle schwächig, an dieser selbst und darüber aber mächtig verdickt, so daß eine „Gürtelung“ durch den Parasiten bewirkt scheint⁴⁾. An einer gründlichen anatomischen Untersuchung des Phänomens fehlt es noch.

Von den an Kryptogamen vorgenommenen Versuchen sind die Entlaubungen der Moossporogone zum Vergleich heranzuziehen. ZIELINSKI beschreibt Anschwellungen der Kapsel und unvollkommene Ausbildung der Sporen als Wirkungen des Eingriffs⁵⁾: die Sporogone „streben zur Notreife“ (*Tortula muralis*). HERZFELDER⁶⁾ enthaubte Moossporogone von *Funaria hygrometrica*; die Seten erfahren sehr erhebliche Schwellungen; ihr geotropisches Verhalten unterscheidet sich von dem normaler Seten. Nach HERZFELDER wirkt die Haube mit ihrem engen Hals hemmend auf das Wachstum des Sporogons; die Wirkung des Eingriffs beruht nur auf einer Beseitigung der Hemmung.

Sehr einleuchtend ist NEGERS Auffassung⁷⁾, nach der die abnorm verdickten Schalen tauber Tannen- und Lärchensamen als Korrelationshyperplasien anzusprechen sind; der Embryo ist in solchen nur als kleines Gebilde enthalten, fast das ganze Korn besteht nur noch aus Schale (Fig. 280).

Eine korrelative Erscheinung wird man vielleicht noch in der Tatsache erkennen mögen, daß Geschlechtszellen oder die an den Folgen der

1) GRAFE, Ernährungsphysiologisches Praktikum 1914, 88 ff.; dort weitere Literaturangaben.

2) KÜSTER, Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.

3) KÜSTER, Gallen d. Pfl. 1911, 276.

4) Eingehende Beschreibung bei TUBEUF, Monographie d. Mistel 1923, 583 ff.

5) ZIELINSKI, F., Beitr. z. Biol. d. Archegoniums u. d. Haube der Laubmoose (Flora 1910, **100**, 1, 10 ff.).

6) HERZFELDER, R., Experimente an Sporophyten v. *Funaria hygrometrica* (Flora 1920, **113**, 385; 1923, **116**, 476).

7) NEGER, Beobachtungen und Erfahrungen über Krankheiten einiger Gehölzsamen (Thar. forstl. Jahrb. 1909, **60**, 222).

sexuellen Vorgänge unmittelbar beteiligten Zellen bei Behinderung des Geschlechtsvorganges Wachstumsveränderungen aufweisen.

Von *Spirogyra* wissen wir, daß die Kopulationsäste zu abnormen Gestalten heranwachsen können, wenn die geschlechtliche Fusion ausbleibt¹⁾. Ferner ist bekannt, daß in unbefruchtet bleibenden Ovulis nicht nur die Eizellen, sondern auch die Synergiden und Antipoden mit starkem Wachstum sich betätigen können. Prothallien von Farnen können, wenn Befruchtung ausbleibt, sich stark vergrößern, und WORONIN²⁾ glaubt sogar Erscheinungen der Apogamie in kausale Verbindung

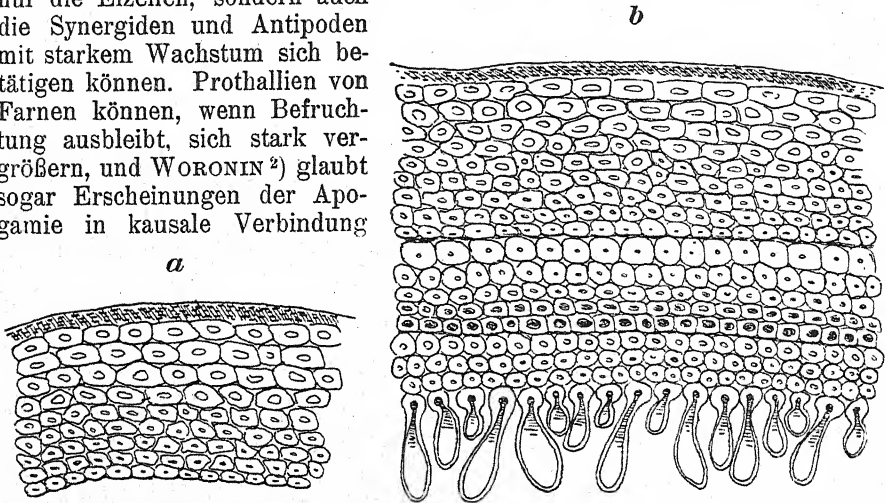


Fig. 280.

Dickschaligkeit tauber Lärchensamen: Querschnitt durch die Samenschale eines normalen (a) und abnormen Kornes (b) bei gleich starker Vergrößerung. Nach NEGER.

mit den durch die Trockenheit der Standorte bedingten Hemmungen bringen zu dürfen.

Man könnte vermuten, daß auf dem Wege korrelativer Beeinflussung nicht nur eine abnorme Steigerung des Zellenwachstumes und der Teilungsvorgänge, sondern in anderen Fällen auch Hemmung der Gewebedifferenzierung veranlaßt werden könnte. Ich bin nicht in der Lage, auf Grund eigener Beobachtungen oder der von anderen veröffentlichten Befunde so viel Beispiele für Korrelationshypoplasie zu erbringen, wie für korrelative Steigerung irgendwelcher Prozesse. Die Entwicklung mancher Gallen beansprucht so ansehnliche Massen von plastischen Materialien, daß die Hypoplasie, die in ihrer Nachbarschaft wahrgenommen werden kann, vielleicht als mitbestimmt durch den korrelativen Nahrungsmangel aufgefaßt werden darf (Hypoplasie des Mesophylls unter Erineumhaaren u. ähnl.; vgl. Fig. 153).

Ja, es ließe sich wohl schließlich die Theorie verteidigen, daß die geringe Gewebedifferenzierung, die sehr viele Gallen — die von uns als kataplasmatische bezeichneten —, viele Wundgewebe u. a. aufweisen, korrelativ bedingt sei, indem die abnorme Zellenteilung an sich bereits durch ihre gesteigerte Intensität und den dabei eintretenden Stoffver-

1) HABERLANDT, Zur Kenntnis der Konjugation bei *Spirogyra* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1890, **99**, Abt. I, 390, Fig. 5—7).

2) WORONIN, H., Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen (Flora 1907, **98**, 101),

brauch andere histogenetische Prozesse wie die Gewebedifferenzierung hemme. —

Einfacher liegen die Verhältnisse vielleicht bei der von SNOW studierten Wurzelhaarhypoplasie: sind reichlich Nebenwurzeln vorhanden, so ist die Bildung der Wurzelhaare gering; ist die Nebenwurzelbildung schwach, so zeigt sich die Bildung der Wurzelhaare gefördert¹⁾.

*

*

*

Die hier mitgeteilten und viele ähnliche Versuche geben uns zunächst nur Auskunft über das Bestehen der Korrelationen und über die Wirkung der Korrelationsstörungen und -unterbrechungen auf die Gewebeausbildung. Welche Faktoren bei den geschilderten Reaktionen der Pflanzen und Pflanzenorgane das eigentlich Wirksame sind, ist schwer zu beurteilen.

Werden assimilierende Organe aus ihrem natürlichen Zusammenhang gelöst, so können sie nicht fortfahren, ihre Assimilationsprodukte an andere Teile des Organismus abzugeben, und in ihren Zellen wird eine um so beträchtlichere Häufung von Stoffen zustande kommen, je lebhafter das isolierte Stück seine photosynthetische Tätigkeit fortzusetzen in der Lage ist. In der Tat sehen wir, daß in wurzelkranken Kartoffelpflanzen²⁾ und bei unvollkommener Knollenbildung³⁾ die oberirdischen Laubspößachsen sich mit Eiweißkristallen oder Stärkekörnern füllen — ein deutlich erkennbares Zeichen der infolge gestörter Stoffableitung gesteigerten Stofffülle in den Zellen der oberirdischen Organe.

Die Asche des Stammes normaler Kohlrabipflanzen „enthält nach HOLTHUSENS Analyse⁴⁾ 4,28% Magnesium, die des Blattstieles 4,54%, die der Blattfläche 4,84%. In der pathologisch veränderten Pflanze dagegen finden sich in der Asche des Stammes 8,25%, in der des Blattstieles 13,37%, in der der Blattfläche 5,64% und in der der Blattkissen sogar 15,84% Magnesium. Geht man von der Vorstellung aus, daß die in der normalen Pflanze enthaltene Menge des Elementes ungefähr dem physiologischen Bedürfnis entspreche, so könnte der in dem pathologischen Objekt vorhandene beträchtliche Überschuß — man beachte die 15,84% des Elementes im Blattkissen — die Verbindungen bilden, die den angenommenen Reiz ausübten.“ VÖCHTING vergleicht die Tumoren des Kohlrabis mit den Gallen: beide werden nach ihm durch chemische Stoffe hervorgerufen⁵⁾.

Entscheidende aufklärende Bedeutung haben solche Befunde freilich noch nicht. Selbst über die Frage, ob die leicht wahrnehmbare Stoffanhäufung das Ausschlaggebende ist, oder ob vielleicht von unsichtbaren, schwer nachweisbaren Stoffwechselprodukten, die sich in dem isolierten Blatte bilden und in ihm sich reichlicher anhäufen als in dem normal verbundenen Blatte, der Reiz zu anomalem Wachstum ausgeht, das die im

1) SNOW, The development of root hairs (Bot. gaz. 1905, **40**, 12).

2) HEINRICHER, Über massenhaftes Auftreten von Kristalloiden in Laubtrieben der Kartoffelpflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1891, **9**, 287).

3) VÖCHTING, Über die Bildung der Knollen (Bibl. bot. 1887, **4**, 26).

4) HOLTHUSEN, Untersuchungen über die Verteilung der Aschenbestandteile in der normalen und durch bestimmte Operationen pathologisch veränderten Kohlrabi- und *Helianthus*-Pflanze. Dissertation, Tübingen 1906.

5) VÖCHTING, a. a. O. Unters. z. exper. Anat. u. Path. d. Pflanzenkörpers 1908, 345.

Blatte angehäuften Stoffe nur „realisieren“, — selbst über diese Grundfrage können wir vorläufig uns noch kein Urteil bilden.

* *

Bei fast allen bisher besprochenen Wirkungen handelt es sich im wesentlichen um anomale lokale Förderung irgendwelcher histogenetischer Prozesse, von der wir auf lokale Förderung der Ernährung aller oder einzelner Gewebe schließen durften.

Anders liegen die Dinge bei den p. 485 bereits erwähnten Dekapitationsversuchen. Das Wesentliche der bei diesen beobachteten Gewebeanomalien liegt (vgl. Fig. 83) in der Richtung, in der sich die Zellen des Kambiums und deren Abkömmlinge einstellen. Es darf angenommen werden, daß die Veränderung der Richtung des Saftstromes jene Veränderung in der Richtung der Zellen bewirkt.

Die auffallendsten Beispiele für Wirkungen solcher Art sind die invers gepflanzten Weidenstecklinge, die VÖCHTING¹⁾ durch viele Jahre hindurch beobachtet und anatomisch untersucht hat (*Salix fragilis*). Fig. 281 zeigt eines dieser Versuchsobjekte, die mit dem Sproßpol in die Erde gepflanzt worden waren und sich an ihm bewurzelt —, und die am morphologisch unteren, in die Luft ragenden Ende Seitensprosse entwickelt hatten. Gegenüber der Ansatzstelle des Seitenastes hat sich eine mächtige Holzgeschwulst gebildet, die durch ähnliche Wucherungen sich mit dem Grunde des Seitenastes verbindet. Die Zusammensetzung der Geschwulst zeigt Charaktere, wie sie vom Wundholz her bekannt sind: reichliche Parenchymbildung, kurze Formen der trachealen und sklerenchymatischen Elemente. Ähnliche Wucherungen machten sich an der Ansatzstelle der obersten Wurzel bemerkbar.

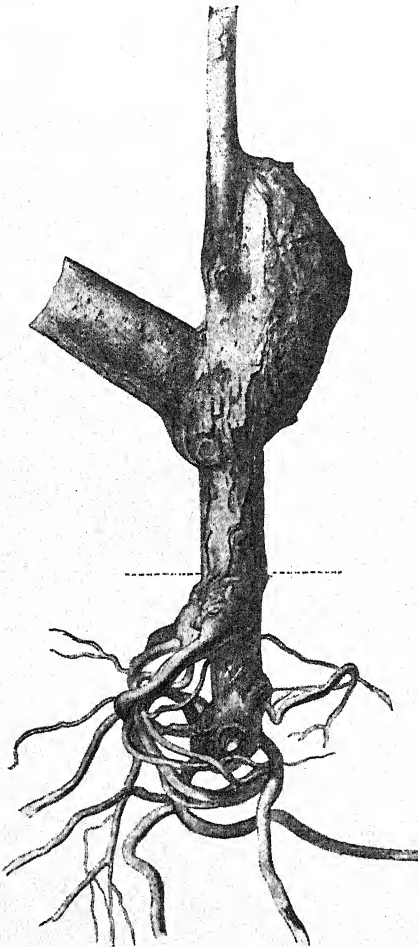


Fig. 281.

Wucherungen an einer invers entwickelten Pflanze (*Salix fragilis*). Nach VÖCHTING.

VÖCHTING erklärt die Bildungen mit der von ihm verfochtenen Lehre der Polarität der Zellen und nimmt an, daß die Entstehung der

1) VÖCHTING, Unters. z. exper. Anat. u. Pathol. d. Pflanzenkörpers 1918, 2, 132 ff.: Referat: MIEHE, Die verkehrte Pflanze (Naturwiss. Wochenschr. 1918, 17, 656).

Geschwülste einen Heilungsvorgang bedeutet: die an Sproß- und Wurzelansatzstellen gebildeten Wülste vergrößern sich so stark, daß schließlich Sproß und Wurzel durch gleichsinnig orientierte Zellen verbunden sind¹⁾ vgl. Fig. 282.

Wenn auch erwiesen ist, daß veränderte Saftstromrichtung auf das Wachstum der Kambiumzellen richtend wirkt, so kann ich mich der Erklärung VÖCHTINGS, welche eine Anziehung ungleichartiger Pole, ein Ab-

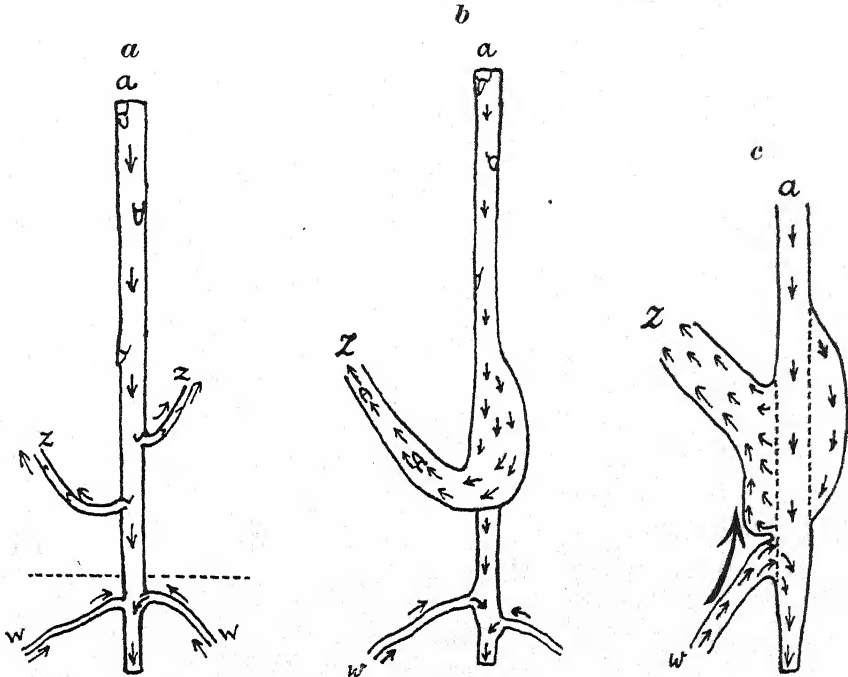


Fig. 282.

Faserverlauf in einer invers entwickelten Pflanze (*Salix fragilis*). W Wurzel, S Seitenzweig, a Mutterachse. Die Pfeile geben die Richtung der polarisierten Fasern an. Drei Entwicklungsstadien im schematischen Längsschnitt.

Nach VÖCHTING-MIEHE.

stoßen der gleichnamigen annimmt, den Anomalien der inversen Pflanze gegenüber ebensowenig anschließen wie früher (p. 426ff.) bei Behandlung der Holzknäuel und ihrer Genese²⁾.

* * *

1) Dieselbe Auffassung erläutert NEEFF an neuen, anatomisch sehr belangvollen Beispielen (Üb. polares Wachstum v. Pflanzenzellen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, **61**, 205, 218).

2) VÖCHTINGS Lehre (a. a. O. 1918, 86) führt diesen Forscher zu der Auffassung, daß sich Sproß- und Wurzelachsel holziger Pflanzen auch dann, wenn ihre Entwicklung ganz der Norm entspricht — „gewiß eine merkwürdige Tatsache“ — „den Geweben nach“ pathologisch gebaut ist, „dies jedenfalls, wenn man den Begriff des Pathologischen in dem weiteren Sinne faßt, in dem er auch Anomalien umschließt“. „Erwägt man aber, daß die Achsel auf Grund ihres Baues der Säftebewegung nicht dienen kann, daß sie für diese ein Hemmnis darstellt, so erscheint die Frage begründet, ob sie nicht auch im engeren Sinne pathologisch sei. Gleichviel aber, ob man diese Frage bejaht oder nicht, es bleibt nach allem wahr, daß eine holzige Pflanze mit sekundärem Dickenwachstum, wenn man von ihrem, diesem Wachstum vorausgehenden Jugendalter absieht, niemals völlig gesund ist“.

Wenn wir die Wirkung, welche die Trennung der Organe auf die Ausbildung der Gewebe hat, hier in den Vordergrund gestellt haben, so geschah es deswegen, weil die Isolierung der Gewebe voneinander, wie schon am Eingang des Kapitels hervorzuheben war, auf große technische Schwierigkeiten stößt und weil isolierte Gewebe, soweit sie überhaupt am Leben zu erhalten sind, nur bescheidene Wachstums- und Gestaltungsleistungen erkennen lassen. Das Problem der Zellen- und Gewebezüchtung bedeutet den höheren Pflanzen gegenüber immer noch eine erst höchst unvollkommen gelöste Frage, deren Schwierigkeiten um so mehr überraschen dürfen, als auch den Zellen der höheren Pflanzen keine Spezietät zukommt (s. p. 400 u. ff.).

Ich übergehe die Erfolge, die mit Pollenschlauchkulturen erzielt worden sind, die bekanntlich auch außerhalb des Ortes ihrer natürlichen Entwicklung sich vortrefflich zur Entwicklung bringen lassen¹⁾, und ebenso die erfolgreichen Bemühungen um die Züchtung isolierter Embryonen²⁾. Meristeme wie die Spitzen der Wurzeln und Sprosse zu isolieren und zu züchten, ist von KOTTE, ROBBINS und CHAMBERS versucht worden³⁾; die von ihnen verzeichneten Wachstumsresultate sind aber für die allgemeine Physiologie des Wachstums und die Ernährungsphysiologie der Meristeme aufschlußreicher als für die pathologische Pflanzenanatomie und die Lehre von den zwischen den Geweben waltenden Korrelationen.

Isolierte Gewebe entwickelter Organe der höheren Pflanzen lassen sich wohl bei Kultur in geeigneten Nährlösungen Tage und Wochen am Leben erhalten; aber zu so ergiebigem Wachstum sie anzuregen, wie es bei Züchtung tierischer Gewebstrümmer nach „Explantation“ möglich war, ist bisher noch nicht gelungen. Über HABERLANDTS im Jahre 1902 angestellte Versuche⁴⁾ sind auch die späteren Autoren⁵⁾ noch nicht weit hinausgekommen. Ein glücklicher Griff THIELMANS führte zur Züchtung isolierter Schließzellen, von welchen wir bereits hörten, daß sie den verschiedensten Agentien gegenüber besonders widerstandsfähig sind. THIELMAN⁶⁾ untersuchte auf dem Wege der Gewebezüchtung die zwischen Epidermis und Mesophyll, zwischen Schließzellen und anliegenden Epidermiszellen bestehenden Beziehungen und beschrieb die an Schließzellen auftretenden Wachstumsdeformationen.

1) Die neuesten Beiträge und Literaturnachweise bei WALDERDORFF, M., *Üb. Kultur v. Pollenschläuchen* usw. (Botan. Archiv 1924, **6**, 84).

2) Vgl. HANNIG, E., *Z. Phys. pflanzl. Embryonen* (Botan. Zeitg., Abt. I, 1904, **62**, 45, 1906, **64**, 1, 1907, **65**, 39) und DIETERICH, K., *Üb. Kultur v. Embryonen außerhalb des Samens* (Flora 1924, **117**, 379).

3) KOTTE, W., *Kulturversuche mit isolierten Wurzelspitzen* (Beitr. z. allg. Bot. 1922, **2**, 413); ROBBINS, W. J., *Cultivation of excised root-tips a. stem-tips under sterile conditions* (Bot. Gaz. 1922, **73**, 376), *Effect of autolysed yeast and peptone on growth of excised con root tips in the dark* (Bot. Gaz. 1922, **74**, 59); ROBBINS & MANEVAL, W. E., *Further exper. on growth of excised root-tips under sterile conditions* (Bot. Gaz. 1923, **76**, 274). CHAMBERS, W. H., *Cult. of plant cells* (Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 1923, **21**, 71); *Tissue cult. of pl.* (Journ. Miss. St. Med. Assoc. 1924, **21**, 55; vgl. Botan. Zentralbl. 1925, **5**, 67).

4) HABERLANDT, *Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Physik. Kl. 1902, **111**, Abt. I, 69).

5) BOBILIOFF-PREISSER, W., *Beobacht. an isolierten Palisaden- und Schwamm-parenchymzellen* (Beih. z. Bot. Zentralbl. Abt. I, 1917, **33**, 248); KÜSTER, E., *Exper. Physiol. d. Pflanzenzelle* (ABDERHALDENS Handb. d. biolog. Arbeitsmeth. Abt. XI, Teil I, 1924, 961, 970).

6) THIELMAN, M., *Üb. Kulturversuche mit Spaltöffnungen* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1924, **42**, 429; ausführliche Abhandl. im Arch. f. exper. Zellforschung 1925, **1**).

Isolierte Zellen aus dem Wurzelparenchym von *Vicia faba* konnte WINKLER¹⁾ in CoSO_4 -haltigen Nährlösungen (0,002%) zur Teilung bringen.

Anomale Verbindungen der Organe.

Im vorigen Kapitel war von gewaltsam vorgenommenen Trennungen die Rede; das gegensätzliche Mittel, auf irgendeinem Wege anomale Verbindung von Organen herbeizuführen, muß in gleichem Maße geeignet scheinen, die Korrelationen zu ändern und durch solche Eingriffe die Histogenese der Pflanzenorgane zu beeinflussen.

Freilich war von einer abnormen Verbindung der Organe auch im vorigen, der Isolierung gewidmeten Abschnitt insofern schon die Rede, als dieselben Objekte, an welchen wir die Wirkungen der Trennung studierten, sehr oft auch eine anomale Organverbindung aufweisen — z. B. isolierte Blätter, die unter geeigneten Bedingungen sich bewurzeln: eine entwicklungsmechanische Analyse der am isolierten Blatt wahrgenommenen Vorgänge wird diejenigen, welche durch die Ablösung und Trennung und Isolierung bewirkt worden sind, von denjenigen zu unterscheiden sich bemühen, welche von den Wurzeln, den mit dem Blatte anomalerweise direkt verbundenen Organen, ausgehen.

Abnorme Verbindung normaler Pflanzenorgane kann auf verschiedenen Wegen zustande kommen.

DE VRIES²⁾ beschreibt eine eigenartig abnorme Kartoffelknolle, aus der drei reichbeblätterte, aber stolonienfreie Triebe entstanden waren; zwei weitere Augen der Mutterknolle hatten Stolonen geliefert ohne zugehörige Blattsprosse. „Die Nährstoffe, welche in den Blättern gebildet wurden, fanden an der Basis der Stengel nicht die sonst üblichen Ablagerungsstätten, sondern konnten erst in den von den Stolonen getragenen Knollen zur Verwendung gelangen. Sie mußten offenbar zu diesem Zweck die alte Knolle durchwandern.“ Die dabei in Anspruch genommenen Leitungsbahnen hatten eine auffallend starke Entwicklung erfahren: „zu der Bildung einer kontinuierlichen Holzschicht war es . . . noch nicht gekommen, obgleich mehrere Bündel bereits gruppenweise aneinander schlossen. Jedes einzelne Bündel aber hatte sich in einem Grade ausgebildet, welcher sonst in Kartoffeln nicht erreicht wird . . . Das Holz bestand aus reihenförmig geordneten Holzfasern und Gefäßen, welche meistens eine sehr deutliche netzförmige Wandskulptur zeigten . . . Die Phloëmbündel zeigten eine entsprechende Entwicklung, waren aber in ihrem Baue nicht merklich vom primären Phloëm verschieden“.

VÖCHTING³⁾ gelang es, die Kartoffelknollen als Bestandteil in die aus ihr erwachsenen Kartoffelpflanzen einzuschalten; die Knollen wurden entweder aufrecht bis zu halber Höhe in Boden gepflanzt und entwickelten oben beblätterte Triebe, unten wurzelreiche Stolonen, an welchen sich neue Knollen bildeten — oder die oberirdischen Triebe wurden durch geeignete Maßregeln zur Wurzelbildung gebracht, Stolonenbildung aber nur an dem

1) WINKLER, in Botan. Zeitg. Abt. II, 1902, 60, 264.

2) DE VRIES. Über abnormale Entstehung sekundärer Gewebe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, 22, 45).

3) VÖCHTING, Über die Bildung der Knollen (Bibl. bot. 1887, Heft 4, 11 ff.); Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, 34, 15 ff.). Ähnliche Beobachtungen wie VÖCHTING beschrieb neuerdings SCHLUMBERGER, Über einen eigenartigen Fall abnormer Wurzelbildung an Kartoffelknollen (Ber. d. D. bot. Ges. 1914, 31, 60).

unterirdischen Teil der Knollen zugelassen. In letzterem Fall floß der Strom der Assimilate durch die Knolle zu den neugebildeten Stolonen und Tochterknollen, im ersten Fall passierte auch noch der Wasserstrom, der von den wurzeltragenden Stolonen zu den Blättertrieben floß, die alte Knolle, deren Lebensdauer in beiden Fällen erheblich verlängert wurde. Die anatomischen Veränderungen in den Leitbündeln der Knollen entsprechen im wesentlichen DE VRIES' Befunden. Ebenso wie die Knollen der Kartoffel lassen sich auch die von *Oxalis crassicaulis* in den Grundstock der neu entstehenden Pflanze einschalten.

Bei denjenigen Pflanzen, deren Blätter nach Loslösung von der Achse sich bewurzeln und auf den Spreiten Adventivsprosse entwickeln, gelingt es, den Blattstiel zwischen Wurzel- und Sproßsystem „einzuschalten“: die Lebensdauer der physiologisch zu Achsen gewordenen Stiele wird erheblich verlängert, ihre Struktur durch Produktion sekundärer Gewebe stammähnlich¹⁾.

Auch ein Experimentum naturae, das durch Vermittlung des *Neuroterus baccarum* im Frühjahr an *Quercus* durchgeführt zu werden pflegt, sei noch erwähnt: entstehen die Gallen des genannten Zezidozoon an den männlichen Infloreszenzen, so wird deren dünne, kurzlebige Achse zwischen ein relativ langlebiges Gallengebilde und den Hauptstamm eingeschaltet; das Kambium der Infloreszenzachse betätigt sich dann und liefert eine ansehnliche Verstärkung der sekundären Gewebe²⁾.

Die Erscheinung, daß unter abnormen Bedingungen eine beträchtliche Verstärkung der leitenden Elemente stattfinden kann, ist in der Literatur wiederholt und sehr eingehend behandelt worden. Es wäre von großem Interesse, über diejenigen Fälle Genaueres erfahren zu können, in welchen gesteigerte Inanspruchnahme keine verstärkende Wirkung auf dieselben Gewebeformen hat. Ringelungsversuche mit Pflanzen, die durch markständige Phloëmbündel gekennzeichnet sind (*Eucalyptus*, *Nerium*), führten an der geringelten Stelle nicht zur Verstärkung der markständigen Phloëmstränge, durch welche diese zum Ersatz der verlorenen peripherischen Teile hätten tauglich werden können³⁾. —

* * *

Eine entwicklungsmechanische Analyse der hier beschriebenen Gewebeeränderungen, insbesondere der starken Vermehrung der Leitbündel-elemente läßt sich ebensowenig geben, wie es vorhin (p. 482 ff.) den Gewebeeränderungen isolierter Blätter gegenüber anging.

WINKLER hat auf die Wirkung der Transpiration hingewiesen und mit ihr die geförderte Entwicklung der Leitbündel erklärt. Es kann gewiß nicht daran gezweifelt werden, daß durch die Leitbündel derjenigen Kartoffelknollen, die zwischen Wurzelsystem und reichbeblättertem Laub-

1) KNY, Über die Einschaltung des Blattes in das Verzweigungssystem der Pflanzen (Naturw. Wochenschr. 1904, N. F., 3, 369); WINKLER, Über die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, 45, 1; dort weitere Literaturangaben). DOYLE, J., Some researches in exper. morph. (Scient. Proc. Roy. Dublin Soc. 1915, 14, No. 33, 405; vgl. Botan. Zentralbl. 1916, 131, 613; Pfropfungen auf *Pelargonium*, *Solanum*, *Sanchezia*, *Phytolacca*).

2) NOLL, Sitzungsber. niederrhein. Ges. Natur- und Heilkunde 1899, 44. Vgl. auch unten p. 499 ff.

3) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 144.

sproß eingeschaltet sind, ein ansehnlich lebhafter Transpirationsstrom fließt, und daß das gleiche für die Leitbündel eines Blattstieles gilt, dessen zugehörige Spreite Adventivtriebe trägt. Die in diesen Objekten gefundene Verstärkung der Leitbündel entspricht aber in allen wesentlichen Punkten derjenigen, welche die Leitbündel sproßlos bleibender Blätter bzw. Blattstiele aufweisen; bei diesen dürfte aber schwerlich eine gesteigerte Transpiration im Spiele sein, da die transpirierende Fläche isolierter Blätter von *Hedera* z. B. keinen Zuwachs zu erfahren braucht. Selbst dann aber, wenn die Blätter durch Wachstum ihre Oberfläche vermehren, bedürfte es zunächst des Nachweises, daß die auf feuchtem Sande kultivierten Stecklinge wirklich stärker transpirieren, als es die Blätter in ihrem natürlichen Zusammenhang tun.

Dieselben Fragen, die wir uns bei Behandlung isolierter Organe stellten, werden auch den der zweiten Gruppe gegenüber am Platze sein und auch hier zunächst noch unbeantwortet bleiben müssen.

* * *

Anomale Vereinigung von Organen kann auf verschiedene Weise zustande kommen.

Der einfachste Weg, d. h. derjenige, welcher mit einer besonders geringen Störung der im normalen Organverband waltenden Beziehungen verbunden scheint, wurde in den bisher geschilderten Fällen betreten, bei welchen die abnorme Organverkettung ein Produkt der regenerativen Leistungen des zur Untersuchung gewählten Organismus selbst war¹⁾, bei welchen überdies die Wirkungen der abnormen Organverbindung entsprechend der geringen Geschwindigkeit der beteiligten Wachstumsvorgänge langsam und allmählich zur Geltung kamen, und die in abnormem Verbands gekoppelten Organe derselben Spezies und demselben Individuum angehörten.

Andere Wege beschreiten wir mit der im Experiment ausgeführten Transplantation, die auto- und homöoplastisch²⁾ (s. o. p. 351) oder heteroplastisch, d. h. unter Verwendung der Stücke von Angehörigen verschiedener Arten und Gattungen den abnormen Verband zustande bringt — sowie mit der in der freien Natur sich auswirkenden Symbiose. —

Bei jeder wohl gelungenen heteroplastischen Pfropfung entsteht ein Organismus, dessen Teile — Unterlage und Pfropfreis — aufeinander wirken: ohne Korrelationen zwischen Epibiont und Hypobiont wäre eine Entwicklung des Ganzen nicht möglich. Für die Entwicklungsmechanik besonderes Interesse haben diejenigen Fälle, in welchen bei einer Pfropfsymbiose beide Partner oder einer von ihnen andere Lebensäußerungen erkennen läßt, als es bei normalem Zusammenhang der Organe der Fall ist. Derartige Abweichungen im Verhalten der Pfropfsymbionten sind nichts Seltenes und äußern sich vor allem in irgendwelchen chemischen Eigenschaften des einen von beiden oder im phänologischen Verhalten³⁾,

1) Vgl. auch STOMPS, TH. J., Üb. d. Umwandlung d. Blattes zum Stengel (Ber. d. D. Bot. Ges. 1923, **41**, 3; Gabelung und Laubblattproduktion an den Keimblättern von *Oenothera*).

2) DOYLES Versuche a. a. O. 1915; CARRIÈRE (1865) pfpfzte *Citrus*-Augen auf bewurzelte isolierte Blätter (nach WINKLER, Unters. üb. Pfropfbastarde 1912, **1**, 132).

3) Vgl. WINKLER, a. a. O. 1912, 129 ff.

seltener in Charakteren der anatomischen Struktur¹⁾. Daß ein Pfropfreis sich auf einer Unterlage oftmals anders verhält als auf seinem normalen Fuß- und Wurzelstück, kann nicht wundernehmen, da die spezifischen Eigentümlichkeiten der Unterlage hinsichtlich der Wasser- und Stoffaufnahme usw. und diejenigen, welche in der Abgabe eigener Stoffwechselprodukte zum Ausdruck kommen, sich recht wohl von denjenigen einer anderen Symbiontenspezies unterscheiden können. Die physiologischen Unterschiede zwischen Wurzel- und Sproßpol einer Pflanze und die Unterschiede im chemischen Verhalten der unter- und oberirdischen Organgruppen werden es andererseits verständlich machen, wenn bei manchen Pfropfkombinationen *A* auf *B* gepfropft wesentlich andere symbiotische Korrelationen erkennbar werden läßt als *B* auf *A*²⁾.

Daß solche Wirkungen, bei welchen wir den Ernährungszustand eines oder beider Symbionten verändert sehen, nichts mit „spezifischer“ Beeinflussung zu tun haben, d. h. mit derjenigen, bei welcher man eine dem Protoplasma dauernd eingeprägte Wandlung seiner Qualitäten annehmen müßte, hat WINKLER (a. a. O.) ausführlich dargetan. Von Wirkungen auf die anatomische Struktur eines der beiden Pfropfsymbionten war früher bereits mehrfach die Rede (z. B. p. 281) — stets im Sinne der von WINKLER gegebenen Darlegungen.

Besonders lehrreich auch für die Fragen der pathologischen Anatomie sind die Pfropfbastarde: bei ihnen sind die Möglichkeiten einer gegenseitigen Beeinflussung der Symbionten offenbar besonders günstig, da ihre Substanzen mit sehr großen Flächen aneinander grenzen und schon die urmeristematischen Zellen dem Einfluß ausgesetzt sind.

Die Pfropfbastarde nehmen noch insofern unseren Interessen gegenüber eine Sonderstellung ein, als bisher nur bei ihnen sich Kombination und abnorme Verkopplung von Geweben haben durchführen lassen. Epidermen oder Haare u. dgl. auf fremdes Substrat künstlich zu pfropfen, ist bisher nicht möglich gewesen. Zuweilen werden durch anomale Wachstumsvorgänge einzelne Zellen und Zellengruppen in eine ihnen fremde Umgebung gestoßen — so bei hyperhydrischen und bei Wundgewebewucherungen, bei der Entstehung mancher Gallen³⁾ usw. Besondere Schlüsse auf die zwischen den Geweben eines Pflanzenorgans bestehenden Korrelationen haben sich allerdings aus dem Verhalten dieser „versprengten Keime“ und ihrer Nachbarschaft nicht ableiten lassen⁴⁾. Daß wir in den „tumor strands“ nicht die Abkömmlinge fern liegender Organe und Gewebeformen zu sehen Veranlassung haben, war schon oben p. 322 (vgl. Fig. 215) auseinander zu setzen.

Nähere Prüfung verdient gewiß das Verhalten der Mesophyllschichten panaschierter Blätter, in welchen sehr oft grüne Zellenlagen dort, wo normalerweise chlorophyllhaltiges Gewebe an sie grenzt, farblosen Zellen anliegen. In vielen Fällen läßt sich aus der Form und Größe nichts über

1) Nach MIKOSCH treten nach Pfropfung von *Epiphyllum truncatum* auf *Peireskia acullata* in letzterer die für *Epiphyllum* charakteristischen „Epiphyllumkörper“ auf (Üb. d. Einfl. d. Reises auf d. Unterlage, WIESNER-Festschr., 1908, 280); vgl. hierzu die kritischen Bemerkungen WINKLERS (a. a. O. 1912, 60 ff.).

2) KÜSTER, Botan. Betracht. über Alter u. Tod 1923, 34.

3) Vgl. KÜSTER, Gallen d. Pfl. 1911, 189.

4) Über anomale Verlagerung der Gonidien im Flechtenthallus vgl. z. B. BACH-MANN a. a. O. 1919 (s. o. p. 348, Anm. 4).

etwaige Beziehungen erschließen, die vielleicht zwischen grünen und blassen Zellen bestehen; in manchen anderen (*Ilex aquifolium*) fällt auf, daß die grünen Mesophyllzellen am Rande einer grünen Gewebeplatte (vgl. z. B. Fig. 23) erheblich kleiner sind als in der Mitte einer solchen.

Wir kehren hiernach zur Behandlung der Pfropfbastarde zurück.

Wir sprachen schon früher von *Laburnum Adami* und seiner Periklinalchimärennatur (vgl. S. 252 ff und Fig. 181). Zwischen der Epidermis, die von *Cytisus purpureus* stammt, und dem inneren Gewebe, das zu *Laburnum vulgare* gehört, bestehen offenbar andere Korrelationen als zwischen den Geweben normal, d. h. einheitlich aufgebauter Organe: wie BUDER festgestellt hat¹⁾, bringt an den Blättern das *vulgare*-Gewebe streckenweise die *purpureus*-Epidermis zum Absterben, übt schädlichen Einfluß auf die Schließzellen u. a. m., und ähnliches gilt für die Gewebe der Blüten.

Noch andere Beeinflussungen sind erkennbar. Wie A. MEYER²⁾ besonders betont hat, veranlaßt die *purpureus*-Epidermis am Kelch des *Cytisus Adami* das Mesophyll zu einem Wachstum, das an *Cytisus purpureus* erinnert, und ähnliches gilt für die Gewebe des Blattes, des Vexillum und der Alae³⁾. Ähnliche Wirkungen hebt A. MEYER für die an *Solanum tubingenense* (Epidermis des *S. lycopersicum* auf einem Gewebekern von *S. nigrum*) wahrgenommenen Gestaltungsprozesse (Bildung der Blattzähne, Blüten und Früchte) hervor. A. MEYER nennt die Beeinflussungen, wie sie an Pfropfungen wahrnehmbar werden, ergastisch, die an Pfropfsymbionten erzielbaren für „protoplasmatisch oder spezifisch“ und erklärt das Zustandekommen der letzteren für eine Wirkung der in den Pfropfbastarden entwickelten Plasmodemes. Ohne den Unterschied zwischen diesen und jenen verkennen zu wollen, muß es doch für ausgeschlossen gelten, daß z. B. die Grundgewebszellen eines Pfropfbastardes im Sinne der Merkmalübertragung von der Epidermis beeinflußt würden: offenbar bestehen die Wirkungen der beiden Partner aufeinander nur so lange, wie sie in Berührung miteinander bleiben. Die Rückschläge des *Cytisus Adami* zeigen uns, daß jede Schicht die ihr eigentümlichen Artmerkmale unverändert behält.

Ob dem Wirken der Plasmodemes wirklich eine irgendwie entscheidende Rolle zuzusprechen ist, mag fraglich bleiben.

* * *

Nach weiteren Beispielen für die Wirkungen abnormer Organkoppelung suchen wir erfolgreich im Kapitel des Parasitismus.

Daß man die Krone eines Laub- oder Nadelbaumes oder wenigstens die Spitze eines seiner Triebe durch einen dichtbelaubten kronenbildenden Parasiten ersetzt sehen kann, ist in der freien Natur keine Seltenheit. Namentlich auf *Pinus* ist der Fall häufig, daß nadellose Äste an der Spitze einen Mistelbusch als ihren einzigen grünenden Bestandteil tragen. Die Korrelationen, die zwischen solchem Kronenersatz und den Organen des

1) BUDER, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1911, 5, 209).

2) MEYER, Notiz üb. d. Bedeutung d. Plasmaverbindungen f. d. Pfropfbastarde (Ber. d. D. bot. Ges. 1914, 32, 447, 451).

3) BUDER, a. a. O. 1911, 254, 256, 269.

Wirtes bestehen, erläuterte HEINRICHER¹⁾ an einem mistelbesiedelten Lindenbaum, dem alle grünenden Zweige genommen worden waren; der Lindenbaum „adoptierte“ die Mistel als seine Krone; die Regeneration eigener Sprosse unterblieb, und die Linde übte alle ihre Funktionen während einer Vegetationsperiode nicht anders aus als eine Unterlage unter einem Pfropfreis. Bei einer *Abies Nordmanniana* sah derselbe Forscher den Gipfeltrieb zugrunde gehen, aber keinen der Seitenäste in bekannter Weise sich aufrichten — offenbar deswegen, weil an der Basis eines der letzteren eine Mistel grünte, welche auf den Sproßverband der Tanne dieselben Wirkungen hinsichtlich der Wachstumsrichtung der Seitenäste ausübte wie ein normaler Gipfeltrieb.

Die Anatomie solcher mit Mistelkronen ausgestatteten Bäume und Äste verdient nähere Untersuchung. Das Phänomen wiederholt sich an den verschiedensten Baumarten. STRASBURGER stellte für einen analogen Fall einer *Robinia* fest, daß an dem unmittelbar vor dem Parasiten liegenden Aststück noch ein bescheidener Jahreszuwachs nachweisbar war²⁾, und daß dieser vorzugsweise aus Gefäßen bestand. Eigene Beobachtungen an *Crataegus*³⁾ machten mit einem Jahreszuwachs bekannt, dessen Gefäßverteilung nicht abnorm war.

Wir kehren hiernach noch einmal zu den schon oben behandelten Gallen zurück: nicht nur die Änderungen sind zu betrachten, welche die Gallenbildung in den zwischen den Teilen ihres Wirtes bestehenden Korrelationen eintreten läßt, sondern auch die Korrelationen, welche zwischen gallenerzeugendem Parasiten und Gallenwirt bestehen. Daß die Wirkungen der Parasiten auf den Wirt namentlich dadurch für die pathologische Pflanzenanatomie eine besondere Bedeutung bekommen, daß sie „spezifisch“ sind, war wiederholt hervorzuheben. Jedes Zooezidium — man denke in erster Linie an die Zynipidenprodukte — hat seine besonderen Eigenschaften — allerdings Eigenschaften, die mit den formalen und physiologischen Eigentümlichkeiten der fremden Symbionten nichts zu tun haben, wie sich aus der Unvergleichbarkeit der Organisationen des pflanzlichen Wirtes und des tierischen Gastes als selbstverständlich erklärt, sondern durchweg Eigenschaften, welche aus den normalen, d. h. von der normalen Ontogenie der gallentragenden Pflanzen her bekannten histogenetischen Einzelprozessen verständlich werden (s. o. p. 393 ff.). Ebenso wenig wie die Gewebeschichten der Pfropfbastarde sich gegenseitig in ihren Anlagen verändern können, ebensowenig vermag das Zezidozoon den Zellen des Wirtsgewebes Charaktere aufzuprägen, die ihm artfremd wären, und die vom Gallentier in eine bestimmte Bahn abgelenkte Entwicklung wird nur so lange fortgesetzt, als der vom Zezidozoon ausgehende Reiz fortwirkt.

1) HEINRICHER, Bei der Kultur von Misteln beobachtete Korrelationserscheinungen u. die das Wachstum d. Mistel begleitenden Krümmungsbewegungen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 1913, **122**, Abt. I, 1259); vgl. ferner MOLISCH, Pflanzenphysiologie als Theorie d. Gärtnerei, 4. Aufl. 1921, 100 ff. und TUBEUF, Monogr. d. Mistel 1923, 567 ff. Analoge Erscheinungen treten auch bei krautigen Parasiten auf; HEINRICHER beschreibt eine *Melampyrum*-Pflanze, die auf *Corylus*-Wurzeln haftete; der oberirdische Anteil des Wirtes war tot (Die grünen Halbschmarotzer V, *Melampyrum*, Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, **46**, 355).

2) STRASBURGER, Üb. d. Bau u. d. Verrichtungen d. Leitungsbahnen in d. Pfl. 1891, 953.

3) KÜSTER, 2. Aufl., 1916, 393.

Die Analyse der vom Zezidozoon ausgehenden Wirkungen begegnet großen Schwierigkeiten. Daß ihre Zurückführung auf die vom Gallenerzeuger ausgehenden chemischen am ehesten geeignet scheint, viele Fragen zu beantworten, ist bereits früher ausgesprochen worden (s. p. 450). —

In wie hohem Maße ein Organismus hinsichtlich seiner Entwicklung und Gewebebildung von Stoffen abhängig sein kann, die ein fremder Symbiont ihm liefert, zeigt die von MIEHE untersuchte *Ardisia crispa*, welche bei bakterienfreier Kultur knollige Wucherungen bildet und als kümmerlicher Zwerg schließlich ihr Wachstum vollends einstellt¹⁾.

1) MIEHE, H., Weitere Untersuch. üb. d. Bakteriensymbiose bei *Ardisia crispa* II. Die Pfl. ohne Bakterien (Jahrb. f. wiss. Bot. 1919, **58**, 29).

3. Ökologie der pathologischen Gewebe.

Die physiologische Pflanzenanatomie betrachtet es als ihre Aufgabe, den zwischen Bau und Funktion der pflanzlichen Zellen und Gewebe bestehenden Zusammenhang aufzudecken.

Es kann nicht fraglich sein, daß die lebenden Zellen, die am Aufbau einer Pflanze teilnehmen, ja daß sogar die toten Reste ehemals lebender Anteile des Pflanzenkörpers auf ihre Nachbarschaft und oft auch auf entfernte Teile oder den ganzen Organismus wirken, und daß diese Wirkungen nach den Eigentümlichkeiten der Zellen sehr verschiedenartige sein müssen; viele dieser Eigenschaften — keineswegs alle — werden in der Struktur der Zellen und Gewebe zum Ausdruck kommen und von dem am Mikroskop tätigen Forscher erkannt werden können; die durch jene bedingte Wirkung der Zellen und Gewebe auf ihre nähere oder entferntere Nachbarschaft oder den ganzen Organismus wird auf dem Wege des physikalisch- oder chemisch-physiologischen Experimentes zu ermitteln sein.

Die Vertreter der physiologischen Pflanzenanatomie pflegen sich nun nicht damit zu begnügen, auf Grund kombinierter histologischer und experimenteller Arbeiten die Wirkungen der verschiedenartigen Zellen- oder Gewebeformen zu ermitteln; indem vielmehr „eine bestimmte Funktion dem Beobachter als Ziel und Zweck der betreffenden Bauverhältnisse erscheint, kleidet sich der Nachweis des Zusammenhanges zwischen Bau und Funktion in das Gewand einer teleologischen Erklärung“¹⁾. Es pflegt angenommen zu werden, daß die Wirkungen und Leistungen der Bestandteile des pflanzlichen Organismus — wenn nicht durchweg, so doch in der überwiegenden Mehrheit — für diesen „zweckmäßig“ sind oder — um mit Roux zu sprechen — diesen irgendwie dauerhaftig machen helfen, ja daß sogar die Wirkungen, auf die wir von den Struktureigentümlichkeiten der Zellen und Gewebe nach ergänzender Belehrung durch das Experiment schließen dürfen, für die Pflanzen von größter Wichtigkeit sind, indem sie im phylogenetischen Werdegang der betreffenden Spezies ihre Rolle gespielt und ihr eine größere oder geringere Überlegenheit im Kampf ums Dasein gesichert haben. Auch denjenigen „zweckmäßigen“ Struktureigentümlichkeiten gegenüber, deren Entstehung durch die Theorie der direkten Anpassung in einer viele Forscher befriedigenden Weise erklärt wird, wird man nicht auskommen können, ohne ihnen eine entscheidende Bedeutung für die Phylogenie der Spezies beizumessen²⁾.

Die Erwägungen, welche die physiologische Pflanzenanatomie über die Eigenschaften und Leistungen der Zellen und Gewebe anstellt, gelten

1) HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. 1909, 1.

2) Vgl. DETTO, Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.

zunächst den normalen gesunden Individuen. Dabei ist man aber nicht stehen geblieben. Einmal nötigte der Umstand, daß normale mit pathologisch leicht veränderten, ja sogar mit ausgesprochen krankhaften Strukturen durch kontinuierliche Reihen vermittelnder Formen sich verbunden zeigen, und alle Versuche, das „Normale“ von dem „Abnormen“ mit einer alle Zweifel ausschließenden Schärfe voneinander abzugrenzen, vergebliche Mühe blieben (s. o. p. 2), die Forscher dazu, auch bei den Struktureigentümlichkeiten derjenigen Exemplare, die nicht mehr normal zu sein schienen, nach besonderen zweckmäßig wirkenden Strukturen zu fahnden; vollends wurde hierbei die fast mystische Lehre wirksam, daß Organismen auch schädigenden Einflüssen gegenüber nicht anders als zweckmäßig reagieren, ja daß sogar völlig fremdartige Reize, an deren Wirkung der Organismus keineswegs irgendwie sich „anzupassen“ Gelegenheit gehabt haben kann, zweckmäßige Regulationen auslösen können¹⁾, und das, was wir Krankheit nennen, schließlich nichts anderes als ein Komplex zweckmäßiger Abwehrreaktionen des Organismus sei.

Die Aufgabe, zu ermitteln, ob die abnormen Zellen- und Gewebestrukturen, die das Forschungsgebiet der pathologischen Pflanzenanatomie ausmachen, zweckmäßig für den Organismus zu funktionieren vermögen, begegnet nicht geringeren Schwierigkeiten als die physiologisch-anatomische Erforschung normaler Strukturen. Daß zum mindesten der normal entwickelte Organismus viele seinem Zweck gemäß wirkende Eigenschaften hat, ist klar und wird durch Existenz und Entwicklung des Individuums ebenso wie durch die Fortdauer der Arten bewiesen; schwer zu beantworten aber ist in nicht wenigen Fällen die Frage, welche Eigenschaften des Organismus und insbesondere welche Struktureigentümlichkeiten seiner Zellen und Gewebe zweckmäßig genannt zu werden verdienen und vielleicht unerläßliche Voraussetzungen für die Existenz der Individuen und Arten darstellen. Daß man nicht allen Strukturen gegenüber erwarten darf, daß ein zweckmäßiges Wirken von ihnen ausgehe, hat HABERLANDT eingehend auseinandergesetzt: eine nicht geringe Zahl von Merkmalen ist nach ihm als „nutzlos“ zu betrachten; andererseits findet HABERLANDT die Voraussetzung, „daß den einzelnen Formbestandteilen auch eine bestimmte Funktion zukommt, und daß jedem einzelnen morphologischen Merkmal eine funktionelle Bedeutung zuzusprechen ist“, für die überwiegende Mehrzahl der Fälle zutreffend²⁾; dieser Auffassung entspricht der bekannte Inhaltsreichtum seines Handbuchs.

Unter den „funktionslosen“ Struktureigentümlichkeiten nennt HABERLANDT die „Korrelationsmerkmale“ der Zellen und Gewebe: „die Ausführung einer bestimmten zweckmäßigen Einrichtung bedingt nebenher häufig das Zustandekommen von Merkmalen, welche zwecklos sind, die aber aus entwicklungsmechanischen Gründen nicht zu umgehen waren“³⁾: von funktioneller Bedeutung ist nur die Verdickung, die die Wände der Steinzellen usw. erfahren, ihr geschichteter Bau ist aber für die mechanische Aufgabe jener Zellen belanglos und „bloß die notwendige Folge der Art und Weise, wie das Dickenwachstum der Zellhaut vor sich geht“. Leider ist unsere Einsicht in die Entwicklungsmechanik der pflanzlichen Zellen und Gewebe

1) HABERLANDT, Über experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs bei *Conocephalus ovatus* TREC. (Festschr. f. SCHWENDENER 1899, 104).

2) HABERLANDT, a. a. O. 1909, 1 ff.

3) HABERLANDT, a. a. O. 1909, 4.

zurzeit noch viel zu dürftig, als daß — wie HABERLANDT sagt — die „Korrelationsmerkmale“ immer leicht als solche für uns zu erkennen wären. Je gründlicher aber diese Einsicht wird, desto mehr Merkmale werden als „Korrelationsmerkmale“ im Sinne HABERLANDTS erkannt werden; ja überhaupt werden bei immer mehr sich vertiefender Einsicht in die Ursachen der bei den Lebewesen wahrgenommenen Gestaltungsvorgänge die Bemühungen um teleologische Deutung der resultierenden Zellen- und Gewebestrukturen als „Luxusteleologie“¹⁾ zurücktreten. Den von uns als abnorm beschriebenen Geweben gegenüber sind wir oft in der Lage, angeben zu können, unter welchen äußeren Bedingungen und nach Einwirkung welcher Faktoren die sie kennzeichnenden Abweichungen von den normal gebauten Zellen zustande kommen. Die Kenntnisse, die sich aus der entwicklungsmechanischen Analyse und aus der vergleichenden Betrachtung verschiedener, unter dem Einfluß gleicher oder ähnlicher Faktoren entstandener Zellen- und Gewebeformen ergeben, werden sich auch bei der finalen Beurteilung der letzteren fruchtbar zeigen.

Aus allen wichtigeren Gruppen abnormer Pflanzengewebe lassen sich Fälle anführen, die von den Autoren als Beweismaterial für die Fähigkeit der Organismen, auch unter abnormen Verhältnissen zweckmäßig wirkende Zellen- und Gewebestrukturen zu schaffen, in Anspruch genommen worden sind. Wir wollen im folgenden diese Erörterungen über die wirkliche oder vermeintliche Zweckmäßigkeit pathologischer Strukturen revidieren, dabei aber auf diejenigen Fälle uns beschränken, die irgendwelche grundsätzliche Bedeutung für sich in Anspruch nehmen können. Die Literatur, die sich mit Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie beschäftigt, ist überaus reich an finalen Deutungen jeglicher Art, um so ärmer andererseits an Versuchen, die vorgeschlagenen Deutungen auch experimentell zu begründen. Es würde allzu weit führen und keineswegs klärend wirken, wenn wir alle Autoren, die zum finalen Verständnis abnormer Gewebbildungen etwas beizutragen zu haben glaubten, hier zu Worte kommen lassen wollten.

1. Etiolement.

Die Erscheinungen des Etiolements mögen an erster Stelle genannt sein. Die gestreckte Gestalt, welche die Internodien und Blattstiele vieler Pflanzen im Dunkeln annehmen, hat man als eine zweckmäßige bezeichnet²⁾, da durch das gesteigerte Streckungswachstum „die speziell lichtbedürftigen Organe aus dem Dunkeln herausgehoben werden [JOST]³⁾“; allerdings können Sprosse oder Blätter, welche anfänglich unterirdisch sich entwickeln, durch gefördertes Längenwachstum der zum Etiolement befähigten, durch ihre Tropismen an die Erdoberfläche geleiteten Organe das Licht unter Umständen eher erreichen, als ohne jene Wachstumsbeschleunigung möglich wäre; wer diesem Zeitgewinn eine entscheidende Bedeutung beimessen will, hat demnach das Recht, die im Dunkeln beobachtete Wachs-

1) Vgl. ROUX, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaften. Leipzig 1905, 89.

2) GODLEWSKI, Über die biologische Bedeutung der Etiolierungserscheinungen (Biol. Zentralbl. 1889, 9, 481); DARWIN, FR., Etiolation as a phenomenon of adaptation in plants (Journal R. Hort. Soc. 1896, 19; vgl. Bot. Zeitg., Abt. I, 1896, 54, 297).

3) BENECKE & JOST, Pflanzenphysiologie, 1923, 54.

tumsbeschleunigung für eine zweckmäßige Reaktion der Pflanze zu erklären. Das Etiolement daraufhin „als eine Anpassung, als den Versuch der Pflanze, . . . der Dunkelheit zu entfliehen“ (JOST) zu betrachten, hieße meines Erachtens zu weit gehen.

Daß in den Dunkelzimmern unserer Laboratorien die etiolierenden Pflanzen Nutzen von ihrem Etiolement haben, ist ja nicht zu erwarten; wichtiger ist, daß auch in der freien Natur von einem Profit nicht viel erkennbar ist: WIESNERS Bemühungen, in der freien Natur Pflanzen aufzufinden, die infolge ungenügender Beleuchtung verkümmert waren, führten lediglich zur Aufdeckung etiolierter Keimlinge, die rasch zugrunde gehen und sich nur weiter entwickeln, wenn sie unter günstige Bedingungen geraten, und vereinzelter halbetiolierter Individuen¹⁾.

Die von WIESNER erörterte geringe Widerstandsfähigkeit etiolierter Pflanzen, von der man sich schon im Laboratorium leicht überzeugen kann, beweist, daß die etiolierten Pflanzen für den Kampf ums Dasein erheblich schlechter gewappnet sind als die normalen Individuen. Es kann nicht fraglich sein, daß diese Unterlegenheit wenigstens zum guten Teil durch die ins Forschungsgebiet der Anatomen gehörigen Eigenschaften der etiolierten Pflanzen sich erklärt. Die spärliche Ausbildung der mechanischen Gewebe spielt unzweifelhaft eine große Rolle unter ihnen. Ebenso wenig kann für die anderen anatomischen Kennzeichen etiolierter Organe angenommen werden, daß sie jemals und unter irgendwelchen Umständen zweckmäßig wirken könnten; die Pflanzen werden durch sie nicht „dauerfähig“ gemacht, sondern büßen gerade durch sie an Dauerhaftigkeit beträchtlich ein.

Zu ähnlichen Resultaten kommt GÖBEL auf Grund morphologischer Betrachtungen²⁾. —

Von vielen panaschierten Pflanzen ist bekannt, daß ihre Blätter bei reichlichem Licht besonders kontrastreich gefärbt erscheinen, an schattigen Standorten der Farbenunterschied zwischen grünen und blassen Anteilen geringer wird. Offenbar entstehen bei vollem Lichtgenuß in manchen Zellen und Geweben Stoffe, die den Chlorophyllgehalt abnehmen oder sich überhaupt nicht voll entwickeln lassen (s. o. p. 16 ff.) und auf diese Weise die Pflanze in ihrer Assimilationstätigkeit schädigen. Daß unter Umständen bei schwachem Lichte panaschierte Pflanzen völlig „gesunden“ d. h. ihre Fähigkeit zur Produktion bunter Spreiten einbüßen können, hat HEINRICHER gezeigt³⁾.

2. Aërenchym.

Als Aërenchym bezeichnet man die an verschiedenen Hydrophyten auftretenden, von sehr weiten Interzellularräumen durchsetzten Gewebe und nimmt dabei an, daß diese für die Luftversorgung der mit ihm aus-

1) WIESNER, Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907, 262 ff.

2) GÖBEL, Organographie, 2. Aufl. 1913, 1, 12 ff.

3) HEINRICHER, Rückgang der Panaschierung u. ihr völliges Erlöschen als Folge verminderten Lichtgenusses; nach Beobachtungen und Versuchen mit *Tradescantia fluminensis* VALL., var. *albo-striata* (Flora, 1917, 109, 40). — Es ist zu bemerken, daß der Rückgang der Panaschierung bei *Tradescantia* wohl auch unabhängig vom Lichtgenuß vor sich gehen kann.

gestatteten Pflanzen Bedeutung haben. SCHENCK¹⁾ bezeichnet das Aërenchym als ein dem Kork homologes Gewebe. GÖBEL²⁾ weist darauf hin, daß auch das Holzkambium ganz ähnliche poröse Gewebe liefern kann, und schlägt vor, den Terminus Aërenchym nicht entwicklungsgeschichtlich, sondern ökologisch zu definieren. HABERLANDT³⁾ folgt dieser Auffassung und rechnet als lamellöses und spongiöses Aërenchym alle von großen Interstitien durchsetzten primären und sekundären Gewebe der Hydrophyten hierher.

Was die Textur des Gewebes und die Beschaffenheit der einzelnen Zellen betrifft, so steht das Aërenchym sehr vieler Pflanzen unzweifelhaft gewissen Formen unserer hyperhydrischen Gewebe sehr nahe: die lockere Schichtung der Zellen, der reichliche Luftgehalt, der zwischen ihnen festgehalten wird, der schwächte und chromatophorenfreie (oder -arme) Zellenleib sind ihre gemeinsamen Züge. In der Tat sind gar manche der in der physiologisch-anatomischen Literatur beschriebenen Aërenchyme nichts anderes als Lentizellen- und Rindenwucherungen; das gilt für die von JOST⁴⁾ studierten Wucherungen der Palmenwurzeln (*Phoenix*-Arten u. a.) ebenso wie für die Wucherungen, die an den Achsen mancher Onagraceen und Lythraeen beobachtet werden: die „Aërenchym“wucherungen, die LEWAKOFFSKI⁵⁾ und SCHENCK an den submersen Sproßteilen von *Lythrum salicaria*, *Epilobium hirsutum*, *Lycopus europaeus* u. a. entstehen sahen, bestehen aus abnorm vergrößerten Rindenzellen; überdies wachsen auch die Produkte des Korkmeristems zu langen, in radialer Richtung gestreckten Schläuchen aus⁶⁾ — kurzum, es handelt sich um Gewebebildungen, die den an *Ribes aureum* u. a. beobachteten Rindenwucherungen histologisch und ätiologisch gleichzustellen sind; „das Phellogen obiger Sumpfgewächse — sagt SCHENCK — besitzt zweierlei Anlagen, und je nach der Beschaffenheit des Mediums wird die eine oder die andere zur Entwicklung gebracht“. Mit den an *Lycopus* beobachteten Wucherungen vergleicht SCHENCK die Lentizellenwucherungen: „die im Wasser befindlichen Lentizellen zeichnen sich aus durch vermehrte Erzeugung der Füllzellen, welche sich in vielen Fällen radial bedeutend strecken und dadurch ein Gewebe erzeugen, das nach Form und Beschaffenheit dem Aërenchym beispielsweise von *Lycopus europaeus* völlig gleicht; die Füllzellen quellen gleichsam als weiße zarte Masse aus der Lentizellenöffnung heraus, während an den in der Luft entwickelten Organen die äußeren Füllzellen sich bald bräunen und absterben. Die Wasserlentizellen stellen somit gewissermaßen eine auf einzelne Stellen beschränkte Aërenchym-

1) SCHENCK, Über das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, **20**, 526).

2) GÖBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen 1891, **2**, 256.

3) HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. 1909, 404.

4) JOST, Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen (Bot. Zeitg. 1887, **45**, 601). Weitere Beiträge bei KARSTEN, Über die Mangrovevegetation im malayischen Archipel (Bibl. bot. 1891, **22**); SCHOUTE, Die Pneumathoden von *Pandanus* (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1910, 3. Suppl., pt. I, 216).

5) LEWAKOFFSKI, Über den Einfluß des Mediums auf die Form der Pflanzen (vgl. Bot. Jahresbericht 1873, 594). Vgl. ferner WITTE, Über das Vorkommen aërenchymatischen Gewebes bei *Lysimachia vulgaris* L. (Bot. stud. tillägnade F. R. KJELLMAN, Upsala 1906); GLÜCK, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse 1911, **3**, 602.

6) Vgl. MYLIUS, Das Polyderm (Bibl. bot. 1913, **79**, 94 ff.).

bildung vor, und wenn man will, kann man ihre Füllzellgewebe auch unter den Begriff des Aërenchyms stellen.“

Prüfen wir, auf welchen Erwägungen die Deutung des Aërenchyms als eines für die Luftversorgung der Pflanzen bedeutungsvollen Gewebes basiert, so finden wir, daß dabei in erster Linie der zwischen den Zellen gefundene Luftvorrat einerseits, andererseits die Bedingungen, unter welchen besagte Wucherungen entstehen, eine große Rolle gespielt haben. Was den zweiten Punkt betrifft, so haben offenbar manche Autoren aus der Tatsache, daß Benetzung mit Wasser die Wucherungen hervorruft, gefolgert, daß diese den aus der submersen Entwicklung sich ergebenden Übelständen — wirklichen oder vermeintlichen Übelständen — begegnen sollen, indem sie für Luft sorgen, deren unmittelbarer Einwirkung und Zuführung die benetzten Pflanzenteile entzogen sind. Damit ist freilich die Zweckmäßigkeit der an submersen Teilen entstehenden Neubildungen mehr vorausgesetzt als bewiesen worden. Was insbesondere die von SCHENCK u. a. als Aërenchym betrachteten Lentizellen- und Rindenwucherungen betrifft, so kann ihre Ätiologie die Vermutung, es könne sich bei ihrer Bildung um zweckmäßige Reaktionen des Pflanzenkörpers und um die Produktion bedeutungsvoller, die Luftversorgung sichernder oder erleichternder Gewebe handeln, schon deswegen nicht stützen, weil die Wucherungen nicht nur bei Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser, sondern auch schon bei Aufenthalt im dampfgesättigten Raume entstehen, ja daß sie bei manchen Pflanzen an den submersen Teilen gar nicht oder nur unvollkommen und nur in feuchter Luft, also an Teilen der Pflanze, für welche die Luftversorgung nicht im geringsten erschwert worden ist, sich mächtig entwickeln¹⁾. Bei der Entwicklung der Wucherungen in feuchter Luft handelt es sich aber nicht um eine Fortleitung des auf die submersen Teile wirkenden Reizes (GÖBEL, a. a. O.), sondern um die Wirkung des in der Luft enthaltenen Wasserdampfes; das lehrt namentlich das Verhalten derjenigen Zweigstücke, die man ohne jede Berührung mit Wasser in feuchter Luft ihre Wucherungen bilden läßt. Schließlich ist daran zu erinnern, daß WIELER²⁾ auf Grund anatomischer und experimenteller Untersuchungen die Fähigkeit der Wucherungen, so zu funktionieren, wie die Theorie es fordert, bestreiten mußte.

Wir kommen zu dem Schluß, daß kein Grund vorliegt, den aërenchymatösen Wucherungen irgendeine Bedeutung für Existenz und Gedeihen der Pflanzen beizumessen. Sie sind vielmehr als zwecklose Bildungen anzusprechen, ja sogar als schädliche, da sie äußerst kurzlebige, sehr wenig dauerfähige Anteile des Pflanzenkörpers darstellen, durch deren Tod Wunden und Infektionspforten an jenem geschaffen werden, und überdies bei ihrer Bildung (*Ribes aureum*) unzweifelhaft eine nicht geringe Stoffmenge der Pflanze entzogen wird³⁾.

1) Vgl. TUBEUF, Über Lentizellenwucherungen (Aërenchym) an Holzgewächsen (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1898, 7, 405).

2) WIELER, Die Funktion der Pneumathoden und das Aërenchym (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, 32, 503, 510). Vgl. ferner die kritischen Bemerkungen SELIBERS (Variationen von *Jussiaea repens* mit besonderer Berücksichtigung des bei der Wasserform vorkommenden Aërenchyms. Nova acta Leop.-Carol. Akad. 1905, 84, Nr. 2). — Vgl. auch DETTO, a. a. O. 1904, 185.

3) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 79.

3. Wundheilung.

In der pflanzenanatomischen Literatur finden wir nicht selten das Wort Wundheilung in dem Sinne gebraucht, daß jede Reaktion der durch Trauma bloßgelegten Zellen als solche angesprochen wird. Eine Wundheilung liegt nun offenbar nur in denjenigen Fällen vor, in welchen irgendwelche Vorgänge den durch die Verwundung aufgehobenen „normalen“ Zustand der Zellen, Gewebe und Organe wiederherstellen oder die schädlichen Folgen, welche die Verwundung mit sich bringt, in irgendeiner anderen Weise beseitigen. Jene Autoren gehen also, wie es scheint, von der Auffassung aus, daß alle Veränderungen, die wir an Wundflächen beobachten, die soeben erwähnten Wirkungen für die Pflanze haben und somit als zweckmäßige Reaktionen der Pflanze angesprochen werden dürfen.

Ist diese Auffassung berechtigt?

Wunden bedeuten in mehr als einer Hinsicht eine Schädigung oder eine Gefahr für die Pflanze — ganz abgesehen von dem Substanzverlust, den die Resektion größerer oder kleinerer Teile des Organismus oder der durch Schnitt-, Stich-, Brand- oder andere Wunden veranlaßte Tod vieler Zellen mit sich bringt: durch Verwundung werden Zellen aus dem Innern des Pflanzenkörpers bloßgelegt, die infolge der Beschaffenheit ihrer Wand erheblich mehr Wasserdampf in die Außenwelt gelangen lassen als die Zellen der Hautgewebe; andererseits öffnet die Wunde den äußeren Feinden der Pflanze, vor allem den parasitisch lebenden Pilzen, ansehnlich große Eingangsportalen. Sind die Wundgewebe in einem solchen Zustande, diesen Schädigungen Einhalt zu gebieten oder sie wenigstens zu reduzieren?

Die Frage ist zu bejahen. Vom Wundkork wissen wir, daß er nicht nur die Transpiration der Wunde herabsetzt, sondern daß er auch dem Eindringen der Mikroorganismen gleichsam einen Riegel vorschiebt. Diese Wirkung wird zunächst dadurch ermöglicht, daß sich Wundkork aus den verschiedensten Zellenformen, die gerade an einer Wundfläche liegen, als eine kohärente Gewebeschicht entwickeln kann, die unmittelbar an die normalen Hautgewebe des verletzten Pflanzenorganes ansetzt.

Zweitens kommen die physikalischen und chemischen Qualitäten verkorkter Wände, ihre geringe Durchlässigkeit für Wasser und ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber den verschiedensten Lösungsmitteln in Betracht. Der Wundkork teilt diese wertvollen Eigenschaften mit den Membranen metakutisierter Zellen und wohl auch mit den „Vagin“-imprägnierten Zellwänden der Pteridophyten (s. o. p. 141).

Vermutlich ist der Wundkork auch dann für den Pflanzenkörper wertvoll, wenn durch ihn nekrotische Herde abgekapselt werden. Man hat angenommen, daß die von toten Gewebeanteilen her wirksamen Fermente der lebenden Nachbarschaft unter Umständen gefährlich werden können — ich erinnere an das früher (p. 381) über Nekrobiose Gesagte. Auch in denjenigen Fällen aber, in welchen derartige schädliche Wirkungen den in toten Zellen entstandenen Stoffen keinesfalls beizumessen sind, bleiben die nekrotischen Herde dadurch, daß sie Bakterienentwicklung im Pflanzenkörper ermöglichen, gefährlich für diesen; der sie umschalende Wundkork macht sie unschädlich.

Die Thyllen beanspruchen in diesem Zusammenhang zwar keine besondere Behandlung; sie gleichen den bisher besprochenen Wundgeweben

darin, daß Öffnungen im Pflanzenkörper, die durch Verwundung freigemacht worden sind — die Lumina der Gefäße — und mit ihnen Infektionspforten, die dem Organismus vielleicht gefährlich werden könnten, durch sie verschlossen werden; auch können die Thyllen, wie wir früher hörten, an der Bildung des Wundkorkes teilnehmen, dessen ökologische Bedeutung bereits diskutiert worden ist. Hiermit den „Sinn“ der Thyllenbildung gefunden zu haben, wäre eine voreilige Meinung. Thyllen entstehen auch ohne jede Verwundung in Fällen, in welchen uns der durch sie bewirkte vollkommene oder unvollkommene Verschuß ganz jugendlicher Gefäße als zwecklos, wenn nicht als schädlich erscheinen muß; Thyllen entstehen in Sekretlücken, in Interzellularräumen und in anders gearteten Hohlräumen des Pflanzenkörpers, ohne daß ein Abschluß gegen die Außenwelt irgendwie in Betracht käme. Auch die Thyllen sind Gebilde, die unter Umständen¹⁾ wohl vorteilhaft für die Pflanze wirken können, aber keineswegs in jedem Fall solches tun²⁾ (FR. WEBER).

Die Thyllen gehören zu denjenigen Gebilden, welche mit demselben Recht zu pathologischen Produkten des Pflanzenkörpers wie zu den am „normalen“ Individuum auftretenden Alterserscheinungen gerechnet werden (Thyllenbildung im Kernholz u. a.).

Auch manchen anderen Alterserscheinungen gegenüber ist es bei den Versuchen, „ökologische“ Deutungen für sie zu finden, meines Erachtens nicht immer ohne Zwang abgegangen. —

Schließlich noch ein Wort über die Harze. Sie sind Stoffe, die für den Organismus, der sie produziert, keinen Wert mehr haben, sind Exkrete. Welche Bedeutung die Stoffwechselvorgänge, als deren Produkt die Harze entstehen, für den Organismus haben, wissen wir nicht; falls von einer solchen überhaupt die Rede sein kann, so liegt sie vermutlich nicht in den Qualitäten des die Harzgänge usw. erfüllenden Endproduktes. Dem widerspricht es durchaus nicht, wenn wir einräumen, daß recht wohl Umstände eintreten können, unter welchen die Harze den Pflanzen Vorteile bringen. Solche Umstände werden vielleicht bei manchen Verwundungen realisiert: der primäre Harzfluß liefert Harzmassen, welche die Wundfläche sogleich verdecken und wie ein erster Verband wirken mögen; der reichlich sickernde sekundäre Harzfluß freilich tritt erst wochenlang nach der Verwundung ein, und es muß daher fraglich bleiben, ob durch ihn und die ihm vorausgehenden Gewebeveränderungen nicht mehr zerstört als geheilt und gerettet wird³⁾.

Da viele Pflanzen ihre Wunden auch ohne Hilfe von Harzbildung zu schließen vermögen, muß es ferner fraglich bleiben, wieviel von dem an

1) Zu HABERLANDTS Annahme, daß die thylloiden Füllungen in den Atemhöhlen (s. o. Fig. 70ff.) durch Verschuß der Stomata und Herabsetzung der Transpiration für die unter Wassermangel leidenden Individuen wertvoll werden können, vgl. auch die oben (p. 112) geäußerten Zweifel. Nach FR. WEBER (a. a. O. 1920) sind auch die thylloid „verstopften“ Stomata noch wegsam.

2) Vgl. auch die kritischen Äußerungen von RAATZ, Über Thyllenbildungen in den Tracheiden der Koniferenhölzer (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, 10, 183). Vermutungen über die Thyllen als zweckmäßig funktionierende Gebilde z. B. bei v. ALTEN, Krit. Bemerkungen über neue Ansichten über die Thyllen (Bot. Zeitg., 1909, 67, Abt. I, 5), und PORSCH, Die Anatomie der Nähr- und Haftwurzeln von *Philodendron selloum* C. KOCH (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-physik. Kl. 1911, 79, 441).

3) Vgl. die kritischen Äußerungen von REINTZER, Die Harze als pflanzliche Abfallstoffe (Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark 1914, 50, 8; vgl. Bot. Zentralbl. 1915, 128, 236).

Nadelhölzern u. a. wahrgenommenen günstigen Heilverlauf der Wirkung der Harze gutzuschreiben ist.

Harze und ebenso Kernholzgummi vermögen Holz derart zu imprägnieren, daß es für Parasiten schwer zugänglich oder unzugänglich wird. Auch diese vorteilhafte Wirkung ist aber eine nur beschränkte¹⁾.

4. Ersatzhydathoden und Ersatzpneumathoden.

Viele Autoren hat der Gedanke beschäftigt, pathologische Gewebe der Pflanzen in ihrer Wirkung auf den Wasserhaushalt, insbesondere auf Guttation und Transpiration zu prüfen und in jenen zweckmäßig funktionierende Produkte der Pflanzen zu erweisen.

HABERLANDT, welcher über die Wirkung von Giften auf das empfindliche Gewebe der Hydathoden und das Verhalten der Pflanzen nach Zer-

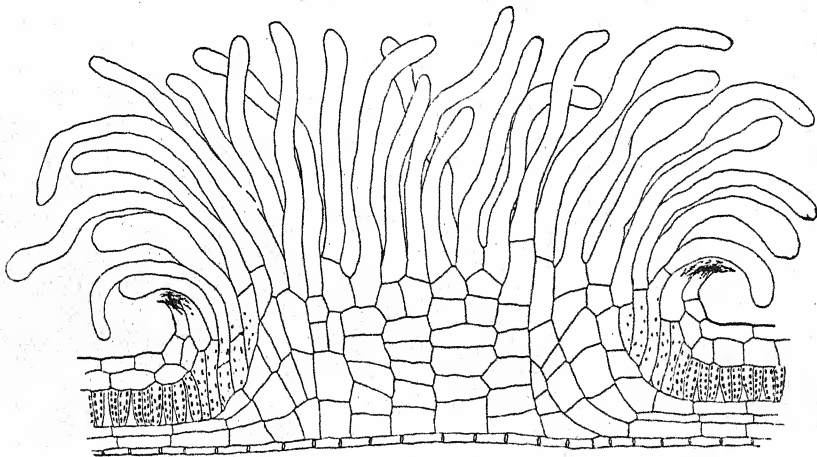


Fig. 283.

„Ersatzhydathoden“ auf den Blättern von *Conocephalus ovatus*. Nach HABERLANDT.

störung des letzteren an *Conocephalus ovatus* und *C. suaveolens*²⁾ Versuche angestellt hat, arbeitete in der Weise, daß er die Blätter seiner Versuchspflanzen mit 0,1% alkoholischer Sublimatlösung bepinselte. Einige Tage nach Vergiftung der Hydathoden bilden sich dort, wo auf den jungen unausgewachsenen Blättern Gruppen von vergänglichen Drüsenhaaren gestanden hatten, dichte Büschel von farblosen Schläuchen, wie sie in Fig. 283 dargestellt sind. An ihrer Entstehung waren besonders die Leitparenchymzellen, welche die Gefäßbündel umscheiden, beteiligt.

„An einer rund umschriebenen Stelle strecken sich diese Zellen in antiklinen Kurven und wachsen zu langen Schläuchen aus, welche in ihren unteren Teilen lückenlos miteinander verbunden bleiben und ziemlich zahlreiche perikline und zum Teil auch antikline Teilungen erfahren. So kommt zunächst ein flachkegel- oder scheibenförmiger Gewebekörper zu-

1) REINITZER, a. a. O. 1914.

2) HABERLANDT, Über experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs bei *Conocephalus ovatus* TREC. (Festschr. f. SCHWENDENER 1899, 104).

stande, der das darüber befindliche Blattgewebe (Palisaden- und Wassergewebe, Epidermis) durchbricht. Dann wachsen die Schläuche in ihren oberen Teilen zu langen, wurzelhaarähnlichen farblosen Haaren aus, die pinselförmig auseinander treten. An ihrem Ende nicht selten keulenförmig angeschwollen, besitzen sie einen lebenden plasmatischen Wandbelag mit rundlichem Zellkern. Am Rande des scheibenförmigen Gewebekörpers strecken sich häufig auch mehrere Reihen von Palisadenzellen in die Länge. Ihre Chlorophyllkörner degenerieren gewöhnlich schon vorher oder bleiben höchstens in den unteren Teilen der Schläuche erhalten¹⁾. Außer den Palisadenzellen können auch Wassergewebs- und Holzparenchymzellen aus den Leitbündeln an dem Wachstum teilnehmen. Nach ungefähr einer Woche gehen die zarten Neubildungen zugrunde und werden ersetzt durch Wucherungen auf der Blattunterseite, aus deren Epidermis und Wassergewebsschicht ein- oder mehrzellige Wasserblasen entstehen; HABERLANDT vergleicht sie mit den gleichnamigen Organen des *Mesembrianthemum crystallinum*.

Die Tatsache, daß die Blätter des *Conocephalus* an den ausgebildeten Haarrassen Wasser ausscheiden, führt HABERLANDT dazu, in ihnen zweckmäßig funktionierende Hydathoden zu sehen, die die Pflanze nach Zerstörung ihrer typischen Wasserausscheidungsorgane sich gebildet hat. Besonderes Interesse beansprucht diese Reaktion nach HABERLANDT deswegen, weil wir bei ihr „ganz neue Wasserausscheidungsorgane von wesentlich anderem histologischen Bau und anderer entwicklungsgeschichtlicher Herkunft, wie sie im normalen Entwicklungsgang der Pflanze niemals auftreten“, auf einen „unvorhergesehenen Eingriff“ in die Lebensfunktionen der Pflanze „ganz plötzlich, ohne früheres Vorhandensein einer rudimentären Anfangsbildung, ohne Vermittlung von sich allmählich vervollkommnenden Übergangsstufen und ohne die geringste Mitwirkung der Naturzüchtung entstehen“ sehen.

Wie ich bereits früher²⁾ hervorgehoben habe, ist in den von HABERLANDT beschriebenen „Ersatzhydathoden“ nichts anderes zu sehen als lokale Kalluswucherungen, die nach Schädigung der Blattoberfläche durch Vergiftung und Abtötung der Hydathoden sich entwickelt haben, und die vom ökologischen Standpunkt aus nicht anders beurteilt werden können als beliebige andere Kalluswucherungen. Sie stimmen in ihrer Ätiologie durchaus mit den früher beschriebenen lokalen Kallushäufchen überein, die man durch lokale Gewebevergiftung an den Blättern von *Brassica oleracea* erzeugen kann (s. o. Fig. 266). In der Form der Zellen erinnern freilich die HABERLANDTschen Gebilde mehr an Intumescenzen (vgl. Fig. 34); doch wissen wir, daß namentlich Kalluswucherungen des Grundgewebes zur Produktion langer fadenartiger Elemente neigen (s. o. Fig. 49 u. 50). Mit vielen Kalluswucherungen und den Intumescenzen stimmen übrigens die Ersatzhydathoden auch hinsichtlich ihrer geringen Dauerfähigkeit, ihrer Kurzlebigkeit überein. Auch durch ihre Fähigkeit zum Wasserausscheiden unterscheiden sich schließlich die „Ersatzhydathoden“ nicht grundsätzlich von den Kallusgeweben und den Intu-

1) HABERLANDT, a. a. O. 1899, 109, 110.

2) KÜSTER, Beiträge zur Anatomie der Gallen (Flora 1900, **87**, 117); 1. Aufl. 1963, 89; vgl. auch COPELAND, HABERLANDTs new organ on *Conocephalus* (Bot. Gaz. 1902, **33**, 300).

meszenzen: auch an diesen wird zuweilen die gleiche Fähigkeit wahrgenommen.

Die Ähnlichkeit zwischen den „Ersatzhydathoden“ des *Conocephalus* und manchen Intumescenzen ist auch HABERLANDT nicht entgangen und führt diesen Forscher zu der Vermutung, daß vielleicht auch die Intumescenzen, wie sie an *Cassia*, *Vitis* u. a. beobachtet worden sind, als „unvollkommene Ansätze zu einer Selbstregulation“ zu bewerten seien. Diesen Deutungsversuch halte ich für wenig glücklich: alles, was wir über die Intumescenzen wissen, verbietet uns, sie als „zweckmäßig“ funktionierende Gebilde, welche die durch Wasserüberschuß gefährdete Pflanze schützen, oder auch nur als unvollkommene Ansätze zu solchen zu betrachten; anstatt mit den normalen Hydathoden müssen sie vielmehr mit den Rindenwucherungen u. ähnl. in eine Reihe gestellt werden, wie es oben geschehen ist. Daß auch diese keine für das Ganze zweckmäßig wirkende Teile sind, vielmehr schädigenden Agentien verschiedenster Art den Zutritt ins Innere der Pflanze öffnen, geht aus dem früher Gesagten bereits hervor.

Auf ähnliche Wege wie HABERLANDTs Annahmen scheinen NEGER¹⁾ Gedankengänge zu führen, der auf die Durchlüftbarkeit der auf *Acacia*-Phyllodien entstehenden Intumescenzen hinweist. Die Stomata der Phyllodien sind unwegsam, der Gasaustausch erfolgt durch die Intumescenzen. MUTH macht auf die transpirationsfördernde Wirkung der Intumescenzen von *Vitis*-Blättern aufmerksam²⁾.

Wasserabgebende Ersatzorgane hat HILL in den oben p. 403 erwähnten abnormen Haaren von *Tropaeolum* sehen zu dürfen geglaubt.

Wiederum um die Transpiration und ihre dem Organismus förderliche Steigerung handelt es sich in dem von LOSCH untersuchten Falle, bei dem die zwischen Knospenschuppen und Laubblättern stehenden Zwischenformen wegen der Förderung ihres Spaltöffnungsapparates und der Entwicklung eines in den Spalträumen des Mesophylls wuchernden Kallusgewebes (das LOSCH als Transpirationsgewebe anspricht) als Beispiel für direkte Anpassung geschildert werden³⁾.

5. Paravarianten.

Die anatomischen Unterschiede der unter verschiedenen Standortbedingungen sich entwickelnden Pflanzen schwanken offenbar dann innerhalb besonders weiter Grenzen, wenn es sich um Unterschiede in der Menge des den Pflanzen zur Verfügung stehenden Wassers, um Bewohner trockener und feuchter Lokalitäten, um Xerophyten oder Hygrophyten (einschließlich der Hydrophyten) handelt. Die Xerophyten sind im allgemeinen durch starke Epidermiswände und kräftige Kutikula, oft durch eingesenkte Spaltöffnungen und starke Behaarung, ferner durch kräftige Entwicklung der mechanischen Gewebe und der Palisadenschichten, Reduktion des

1) NEGER, a. a. O. 1922 (s. o. p. 66, Anm. 4).

2) MUTH, Üb. Bildungsabweichungen an d. Rebe (Mitteil. Deutsch. Weinbau-Vereine, 1, Nr. 3 u. 4).

3) LOSCH, H., Übergangsformen zwischen Knospenschuppen u. Laubblättern bei *Aesculus hippoc.* L. Ein Beitrag zur Frage der direkten Anpassung (Ber. d. D. bot. Ges. 1916, 34, 676).

Schwammgewebes und überhaupt der interstitienreichen Gewebeformen und oft durch reichliche Entwicklung sekundärer Gewebe, auch des Korkes, gekennzeichnet; die Bewohner feuchter Lokalitäten hingegen weisen relativ zarte Epidermiswände und schwache Kutikula auf; ihre Stomata sind kaum oder gar nicht eingesenkt; ihre Behaarung ist schwach oder fehlt, desgleichen die Palisaden und das mechanische Gewebe; die Schwammgewebe hingegen sind reich entwickelt, die Interzellularräume oft außerordentlich groß, die Entwicklung der sekundären Gewebe bleibt schwächlich. Durch alle möglichen Abstufungen sehen wir den Bau der typischen Xerophyten mit dem der typischen Hygrophyten sich verbinden — nicht nur in dem Sinne, daß viele Arten zwischen denjenigen Formen, die als Endglieder der Reihe betrachtet werden können, vermitteln (Mesophyten), sondern auch in der Weise, daß die der nämlichen Spezies angehörigen Individuen sich je nach den Standortverhältnissen bald mehr, bald weniger xerophytisch oder hygrophytisch gebaut zeigen. Nur die zweite Gruppe von Mittelstufen ist hier zu betrachten. Wir wollen mit DETTO¹⁾ „Veränderungen der Struktur, in denen sich solche Annäherungen oder Angleichungen an einen anderen Typus zeigen, ohne Rücksicht auf ihren ökologischen Wert Paravarianten nennen, um damit den in diesen Erscheinungen zur Geltung kommenden morphologischen Parallelismus anzudeuten. Im Sinne einer klaren begrifflichen Erfassung wird es ferner liegen, wenn wir zwischen progressiven und regressiven Paravarianten unterscheiden, indem unter progressiven die Veränderungen in der Richtung zum xerophilen, unter regressiven die zum hydrophilen Typus hin zu verstehen sind“; — diese Bezeichnung rechtfertigt sich dadurch, daß die Annäherung an den xerophilen Typus sich durch Fortschreiten in der Zellen- und Gewebedifferenzierung kennzeichnet, die Annäherung an den hydrophilen durch Ausbleiben der Differenzierungsvorgänge.

Die Frage ist, ob die Strukturen der Paravarianten als Anpassungen aufzufassen sind, und ob wir Grund zu der Annahme haben, daß der bei den regressiven Paravarianten wahrgenommene Verlust eine den hydrophilen Standortverhältnissen angemessene Steigerung der Funktionstauglichkeit mit sich bringt.

* * *

Diejenige Paravariante, die seit Jahren die Autoren am stärksten beschäftigt hat, und deren Bedeutung am lebhaftesten umstritten worden ist, stellen die Sonnen- und Schattenblätter dar, d. h. diejenigen Varianten des Laubblattes, die an stark und schwach belichteten Exemplaren oder an stark und schwach belichteten Teilen eines und desselben Individuums sich finden können.

Sonnen- und Schattenblätter lassen sich bei Kräutern und bei Holzpflanzen beobachten; wir werden im folgenden auf die an den Laubbäumen sich entwickelnden Varianten Bezug nehmen, deren Kronen an hinreichend hellen Standorten im Innern Schattenblätter, an den peripherischen Teilen Sonnenblätter produzieren.

1) DETTO, Die Theorie der direkten Anpassung usw. Jena 1904, 148. — DETTO hat die von mir (1. Aufl., 1903) vertretene Auffassung von den Paravarianten eingehend begründet und an zahlreichen Beispielen erläutert; ich werde auf sein Werk mehrfach zu verweisen haben.

Die Sonnenblätter stellen die progressive, die Schattenblätter die regressive Variante dar.

Die Sonnenblätter sind durch relativ kräftige Kutikula und zuweilen starke Behaarung ausgezeichnet. Ihre Palisaden sind mächtig entwickelt, das Schwammgewebe ist spärlich, seine Interstitien sind nur mäßig umfangreich. Bei den Schattenblättern zeigen sich in allen Punkten Abwandlungen nach der Minus-Seite: Kutikula und Behaarung werden schwächer, die Palisaden kleiner, die Zahl ihrer Schichten nimmt ab, etwas vorhandene Schleimzellen treten zurück. Das Schwammparenchym ist reichlich entwickelt und meist von mächtigen Interzellularen durchsetzt, die einzelnen Zellen sind zuweilen parallel zur Oberfläche des Blattes gestreckt (vgl. Fig. 185 c). Wie wir schon früher hörten, weist das Nervenetz der Sonnenblattspreite engere Maschen auf als das der Schattenblätter¹⁾.

Sieht man von der erwähnten Streckung der Schwammgewebszellen ab, die, wie schon STAHL hervorhebt, auf die Einwirkung mechanischer Faktoren zurückzuführen und als passives Wachstum anzusprechen ist, so finden wir, daß alle genannten histologischen Charaktere denjenigen entsprechen, die wir oben bei Behandlung der Hypoplasien oder Hemmungsbildungen als den Effekt der verschiedensten Faktoren zu erläutern gehabt haben. Die Übereinstimmung ist eine so vollständige, daß sie zu einer grundsätzlichen Gleichstellung der Schattenblätter mit den durch Nahrungsmangel, Dunkelkultur, Parasiteninfektion u. a. hervorgerufenen Hemmungsbildungen drängt²⁾.

Gegen die Auffassung, daß die Schattenblätter hinsichtlich ihrer Gewebestruktur als Hemmungsbildungen zu betrachten seien, hat man Beobachtungen und Erwägungen verschiedener Art ins Feld geführt.

Zunächst ist auf die kausalen Ermittlungen hinzuweisen, die NORDHAUSEN gelungen sind³⁾. NORDHAUSEN entnahm den Kronen verschiedener Laubbäume (*Fagus* u. a.) Sonnen- und Schattenzweige, stellte sie in Wasser und untersuchte nach Entfaltung der Knospen die neuen Blätter. Dabei stellte sich heraus, daß die Knospen der Schattenzweige Schattenblätter, die Knospen der Sonnenzweige Sonnenblätter lieferten — auch wenn diese wie jene an gleich hell belichteten Lokalitäten sich entwickelt hatten⁴⁾. Demnach waren die Verhältnisse, die in der vorangehenden Vegetationsperiode geherrscht hatten, maßgebend für die Qualität der neuen Blätter geblieben, und den Blattanlagen war schon innerhalb der Knospe eine bestimmte Struktur induziert worden. Die Annahme aber, daß Hypo-

1) Literatur über das Schattenblatt: STAHL, Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms (Bot. Zeitg. 1880, **38**, 868); Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1883, **16**, 1); PICK, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes (Bot. Zentralbl. 1882, **11**, 400); DETTO, a. a. O. 1904, 173 ff.; HESSMER, Anat. Unters. an Sonnen- und Schattenblättern immergrüner Pflanzen. Dissertation, Halle 1914. Weitere Arbeiten werden noch in den nächsten Anmerkungen zu nennen sein. Vgl. auch die Literaturlisten von SCHRAMM, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Laubpflanzen (Flora 1912, **104**, 225) und GAULHOFER, Über die anatomische Eignung der Sonnen- und Schattenblätter zur Lichtperzeption (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, **26 a**, 484), sowie oben p. 261.

2) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 49 ff.

3) NORDHAUSEN, Über Sonnen- und Schattenblätter (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, **21**, 30); s. auch Über Sonnen- und Schattenblätter, 2. Mitteilung (ibid. 1912, **30**, 483).

4) Ähnliche Versuche hat T. DOR angestellt (Üb. d. Sonnen- und Schattenblätter einiger Bäume. Journ. Coll. Sci., Tokyo 1917, **40**).

plasien induziert werden können, dürfte — wie DETTO¹⁾ mit Recht hervorhebt — große Schwierigkeiten bereiten.

Mit Experimenten größeren Umfanges lassen sich ARN. ENGLERS Beobachtungen vergleichen, durch welche festgestellt wurde, daß Sonnen- und Schattenblätter der Buche noch jahrelang nach Verpflanzung in entgegengesetzte Lichtverhältnisse ihre Eigentümlichkeiten beibehalten: „die Wirkung überdauert die Ursache“²⁾.

Diese und ähnliche Befunde sind meines Erachtens nicht imstande, unsere Auffassung der Schattenblattstruktur zu widerlegen. Es ist bekannt und früher (s. o. p. 254ff.) an zahlreichen Beispielen erläutert worden, daß Hemmungsbildungen durch Einflüsse der verschiedensten Art hervorgerufen werden können. Es wäre demnach nicht überraschend, wenn typische Schattenblattstruktur in einem Falle als die Folge schwacher Belichtung, in einem anderen als die Folge bescheidener Versorgung mit früher gespeicherten Baumaterialien zustande käme. Eine solche ist aber für die Blätter der Schattenzweige keineswegs unwahrscheinlich, da ihre Achsen — ich untersuchte Zweige von *Fagus* — hinsichtlich ihres Stärkegehaltes sich sehr erheblich von den der Sonnenzweige unterscheiden³⁾.

Weiterhin wäre auf die physiologischen Untersuchungen über die Sonnen- und Schattenblätter einzugehen, da ihre Ergebnisse von den Autoren mehrfach zur Beantwortung der Frage, ob Schattenblätter als Hypoplasien bewertet werden dürfen, herangezogen worden sind. Was leisten diese und jene Form der Blätter bei starker und bei mäßiger Insolation für die Pflanze?

Experimentelle Prüfung der Frage hat zuerst ARNO MÜLLER⁴⁾ angestellt; im Schatten sind nach ihm die Schattenblätter — auf die Flächeneinheit berechnet — zu ebenso starker Assimilationstätigkeit befähigt wie die Sonnenblätter; auf die Trockensubstanz berechnet, erweist sich aber ihre Leistungsfähigkeit doppelt so hoch wie die der Sonnenblätter. In direktem Sonnenlicht assimilieren die Sonnenblätter — auf Flächeneinheit berechnet — besser als die Schattenblätter; auf die Trockensubstanz berechnet, bleiben ihre Leistungen hinter letzteren zurück.

Für künftige Untersuchungen der photosynthetischen Leistungsfähigkeit der Sonnen- und Schattenblätter geben BUDDES volumetrische Messungen der Zellenbestandteile wichtige Unterlagen⁵⁾: er konnte feststellen, daß das Sonnenblatt (*Fagus silvatica*, *Prunus serotina*) ein kleineres Einzelchloroplastenvolumen und eine stärkere Entwicklung der Gesamtchloroplastenoberfläche als das entsprechende Schattenblatt aufweist.

1) DETTO, a. a. O. 1904, 178.

2) ENGLER, ARN., Unters. üb. d. Laubausbruch usw. d. Buche u. einiger anderer Laubbölzer. (Mitteil. schweiz. Zentralanstalt forstl. Versuchsw. 1911).

3) KÜSTER, im Jahresbericht über die Neuerungen und Leistungen auf dem Gebiet der Pflanzenkrankheiten 1903, 6, 6. Dasselbe fand später auch FAHRENHOLTZ (1913, s. u. p. 517). Vgl. ferner KLEBS, Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche (Abhandl. Heidelberger Akad. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl., 1914, 3. Abhandl., 80).

4) MÜLLER, ARNO, Die Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern. Dissertation, Jena 1904 (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, 40, 443). Vgl. ferner STÄLFELT, M. G., Till känded. on forhall. mellan solbladens och skuggbladens kohlhydratsprod. (Meddel. fr. statens skogs försöganst. 1921, 18, 221).

5) BUDDÉ, Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Blätter auf Grund volumetrischer Messungen (Botan. Arch. 1923, 4, 443, 473).

LEININGEN stellte den Aschengehalt der Sonnen- und Schattenblätter fest und fand ihn — bezogen auf Flächeneinheit — bei diesen höher als bei jenen¹⁾; das läßt auf kräftige Transpirationstätigkeit der Schattenblätter und auf gute Versorgung der letzteren mit Mineralbestandteilen schließen, und in der Tat fand BRENNER²⁾, daß Schattenblätter von *Quercus pedunculata* stärker transpirieren als Sonnenblätter. Andererseits beobachtete GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, daß selbst unter gleichen äußeren Bedingungen die Sonnenblätter stärker transpirieren als die Schattenblätter³⁾. Dasselbe fanden BERGEN⁴⁾ und HESSELMAN⁵⁾; an sonnigen Plätzen kann die Transpiration der Sonnenblätter bis auf das Zehnfache des an schattigen Plätzen von den Schattenblättern geleisteten steigen, während WIESNER wiederum sich in entgegengesetztem Sinne äußerte: „die Sonnenblätter transpirieren unter sonst gleichen Verhältnissen weniger als die ‚Schattenblätter‘ desselben Baumes, überhaupt derselben Pflanzenart. Wir sehen das der Sonnenbeleuchtung ausgesetzte Laub, die ‚Sonnenblätter‘, sich so umgestalten, daß es sich, wie es ja der Bestand der betreffenden Pflanze fordert, vor zu starker Verdunstung schützt“⁶⁾. Bei *Aesculus* ließ sich feststellen, daß Schattenblätter ihre Stomata dauernd geschlossen halten, während Sonnenblätter je nach dem Wetter sie öffnen und schließen⁷⁾.

Untersuchungen über die Assimilations- und Transpirationsleistungen der nach NORDHAUSENS Methode aus Schattenzweigen und Sonnentzweigen gewonnenen Blätter fehlen anscheinend noch ganz.

Die Frage, ob die Pflanze an schattigen Standorten durch Entwicklung typischer Schattenblätter Organe produziert, die unter den gegebenen Verhältnissen mehr für sie leisten als die andere Form, die Sonnenblätter, ist, wie wir sehen, noch nicht als widerspruchsfrei beantwortet zu betrachten. Ihre Lösung hat übrigens mit der uns beschäftigenden Frage, ob die Schattenblätter als Hypoplasien und Hemmungsbildungen zu betrachten sind oder nicht, keineswegs so viel zu tun, wie manche Autoren zu glauben scheinen⁸⁾. Auch wenn sich die Schattenblätter als noch so zweckmäßig funktionierende, den Sonnenblättern an schattigen Plätzen physiologisch noch so weit überlegene Gebilde erkennen lassen sollten, so beweist das gegen ihren hypoplastischen Charakter nicht das geringste; denn auch Hemmungsbildungen können durchaus zweckmäßig funktionierende Anteile des Organismus ausmachen⁹⁾. Es wäre daher aus mehr als einem Grunde unzulässig, in der Bildung von verschieden gebauten Sonnen- und Schattenblättern den Ausdruck einer besonderen Anpassungsfähigkeit und einen

1) LEININGEN, GRAF ZU, Licht- und Schattenblätter der Buche (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft. 1905, **3**, 207).

2) BRENNER, Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus* (Flora 1902, **90**, 114).

3) GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, Rech. physiol. sur les feuilles dével. à l'ombre et au soleil (Rev. gén. de bot. 1896, **8**, 481).

4) BERGEN, Transpiration of sun leaves and shade leaves of *Olea europaea* and other broad-leaved evergreens (Bot. gaz. 1904, **38**, 285).

5) HESSELMAN, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1904, **17**, 311).

6) WIESNER, Biologie der Pflanzen, 3. Aufl. 1913, 14.

7) WEBER, F., Z. Physiol. d. Spaltöffnungsbewegung (Österr. Bot. Zeitschr. 1923, **72**, 43).

8) Vgl. z. B. NEGER, Biologie der Pflanzen 1913, 99ff.

9) Vgl. DETTO, a. a. O. 1904, 178.

Beweis für die Fähigkeit der Pflanze zu finden, das jeweils Zweckmäßige zu entwickeln. —

Was für die Spreiten der Schattenblätter gilt, gilt auch für die anderen Teile der Schattenzweige: FAHRENHOLTZ¹⁾ hat ihre Achsen eingehend untersucht und bei der Ausbildung des Periderms, der Steinzellen, der Bastfasern und des Holzkörpers dieselben quantitativen und qualitativen Hypoplasien gefunden, die — wie wir gesehen haben — das Resultat der verschiedensten Ernährungsanomalien sein können. — Versuche, auch die Hypoplasien der Schattenachsen als zweckmäßige Strukturen zu rechtfertigen, sind bisher nicht gemacht worden.

*
*
*

Wir haben unsere Erörterungen über die Paravarianten mit der Diskussion über Sonnen- und Schattenblätter begonnen, weil es sich bei ihnen um relativ gut erforschte und nach den verschiedensten Gesichtspunkten schon wiederholt behandelte Varianten handelt.

Wir wenden uns jetzt anderen, zum Teil erheblich stärker voneinander unterschiedenen Varianten zu, und knüpfen dabei an das an, was uns die Prüfung der Sonnen- und Schattenblätter gelehrt hat — an das Resultat, daß die Strukturen der Schattenblätter kein Sichanpassen der Pflanze an bestimmte Lichtverhältnisse bekunden, sondern uns nur das unvermeidliche Produkt einer Hemmung zeigen.

Durch diese Erkenntnis wird mancher finalen Spekulation der Boden entzogen.

Daß alpine Arten bei Kultur in der Ebene sich derart umwandeln, daß ihre Spreiten typischen Schattenblättern ähnlich werden²⁾, erscheint in Anbetracht der unterschiedlichen Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse an Standorten beiderlei Art nicht gerade überraschend, und wir bedürfen keiner komplizierten Erklärung dafür, daß unter Wasser gebrachte Landpflanzen Blattspreiten von der homogenen Struktur der „Schattenblätter“ entwickeln. SCHENCK³⁾ scheint freilich auch in Erscheinungen der letzteren Art eine den abnormen Verhältnissen angepaßte, „zweckmäßige“ Strukturabwandlung zu finden: „die untergetauchten Ge-

1) FAHRENHOLTZ, Über den Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse und Holzpflanzen. Dissertation. Kiel 1913 (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. I, 1913, **31**, 90).

2) Vgl. z. B. BONNIER, Sur la struct. des pl. du Spitzberg et de l'île Jan-Mayen (C. R. Acad. Sc. Paris 1894, **118**, 1427; vgl. Bot. Zeitg. Abt. II, 1895, **53**, 191); Rech. expér. s. l'adaptation des pl. au climat alpin (Ann. sc. nat. sér. 7, 1895, **20**, 217); SCHIMPER, Pflanzengeographie 1898, 749; WAGNER, A., Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologische Bedeutung (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Mathem.-naturwiss. Kl. 1892, **101**, Abt. I, 487); KERNER, Pflanzenleben 1891, **2**, 507; LEIST, Über den Einfluß des alpinen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter (Mitt. naturf. Ges. Bern 1889); STEENSTRÖM, Über das Vorkommen derselben Arten in verschiedenen Klimaten usw. (Flora 1895, **80**, 117); SCHRÖTER, C., Das Pflanzenleben der Alpen 1908, 639 ff.; dort auch Mitteilungen über das Festhalten alpiner Charaktere bei den in der Ebene erzogenen Nachkommen. Wichtige vergleichend-physiologische Studien lieferte SENN, Untersuch. üb. d. Physiol. d. Alpenpfl. (Verhandl. Schweizer Naturf. Ges. 1922, 154). — Beitr. zur Anatomie der Blüten (kleine stark undulirte Epidermiszellen, zahlreiche Stomata, Förderung der Nektarien usw.) und zur Frage der Anpassungen an das Klima des Hochgebirges bei LARBAUD, M., Modif. causées par le climat alpin d. la morphol. et l'anat. florale (Ann. Sc. nat., botan., sér. X, 1923, **5**, 139).

3) SCHENCK, Über Strukturänderungen submers vegetierender Landpflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1884, **2**, 481).

wächse leben in einem Medium, welches die Lichtstrahlen stärker absorbiert als die Luft, in einem Medium, das somit in ihm lebenden Pflanzen nur diffuses Licht zur Verfügung stellt. Es müssen sich somit die Wasserpflanzen, wie Schattenpflanzen bezüglich der Ausbildung des Assimilationsgewebes verhalten.“

Meines Erachtens fehlt bis jetzt jede Veranlassung, in den Mesophyllstrukturen der submers erwachsenen Pflanzenteile etwas anderes als Hemmungsbildungen, d. h. im Vergleich zum „Normalen“ mangelhaft entwickelte Gewebe zu erkennen.

Fig. 284, die den Querschnitt durch den Blattzipfel der Landform von *Ranunculus fluitans* neben dem durch das Wasserformblatt darstellt, soll den Vergleich zwischen der Blattstruktur von Gewächsen, die als typische Wasserbewohner bekannt sind, und solchen, welche nur unter dem Zwang des Experiments oder ungünstiger äußerer Verhältnisse zu „Wasserpflanzen“ werden (Fig. 191), ermöglichen. In beiden Fällen kommen

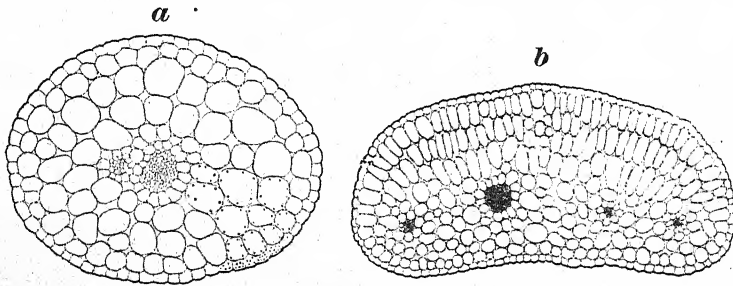


Fig. 284.

Hygrophile Paravariante; *Ranunculus fluitans*. Querschnitt durch den Blattzipfel, *a* der Wasserform (Vergr. 90), *b* der Landform (Vergr. 60). Nach SCHENCK.

Mesophyllzellen von einfachster, kugeliger Form zustande. Diese Übereinstimmung macht aber den experimentellen Beweis, daß die kugelige Zelle unter den Luftverhältnissen, wie sie submersen Pflanzenteilen geboten werden, besser funktioniere als die Palisadenzellen, um so weniger überflüssig, als das Auftreten jener einfachen Zellenform, wie wir gesehen haben, weder eine spezifische Wirkung des diffusen Lichtes noch die des Wasserlebens darstellt. Daß dieser Beweis die hier vertretene Beurteilung der Minus-Varianten nicht ad absurdum führen könnte, wurde bereits erledigt.

Welche komplizierten Hilfsannahmen würden zur Vorbereitung einer teleologischen Deutung nötig werden, wenn nun auch noch diejenigen schattenblatt-ähnlichen Mesophyllstrukturen ins Licht „zweckmäßiger“ Reaktionen gerückt werden sollten, die unter dem Einfluß allzu großer Trockenheit, unter dem Einfluß des Kohlensäuremangels, nach Einwirkung tierischer Parasiten oder nach anderen Ernährungsstörungen entstehen?

Ähnliche Bedenken stehen der biologischen Deutung anderer Hemmungsbildungen im Wege.

Die unter Wasser vegetierenden Stengel von *Cardamine* entwickeln nach SCHENCK keine mechanischen Gewebe: „im Wasser ist ihre Ausbildung nicht nötig, denn dasselbe hält die Pflanze durch seine größere Dichtig-

keit von selbst schon in der zum Lichte günstigen Stellung“¹⁾. Wie steht es aber mit den Pflanzen, die in feuchter Luft erwachsen und mechanisches Gewebe nicht ausbilden, oder gar mit den Versuchspflanzen THOUVENINS, bei welchen wir die Entwicklung mechanischen Gewebes gehemmt sehen, obwohl sie dieses doch ebenso oder gar in noch höherem Grade „nötig“ hätten, wie die unter normalen Bedingungen lebenden Exemplare. —

Ferner: durch mangelhafte Ausbildung der Markzylinder rücken in der Wasserform von *Cardamine* die Gefäßbündel etwas nach innen, „eine Tendenz, die bei den typischen Wasserpflanzen zur Bildung der axialen Leitbündelstränge geführt hat“. Eine solche Lagerung ist nach SCHENCK für die Wasserpflanzen „zweckmäßig“, indem dadurch die Zugfestigkeit der submers sich entwickelnden Achsenteile erhöht wird. Auch hier könnte es scheinen, als ließe sich die Abweichung der Wasserform von der normalen als eine besondere Anpassung deuten. Davon kann aber nach meiner Ansicht schon deswegen nicht die Rede sein, weil Aufenthalt im Wasser nicht gleichbedeutend sein kann mit Aufenthalt in fließendem Wasser, und nur in letzterem eine Inanspruchnahme auf Zug zustande kommt. Überdies muß es fraglich bleiben, ob die von SCHENCK beobachteten Strukturen wirklich zugfester sind als die der Landform, da die zentripetale Verlagerung der Leitbündel an sich keine Steigerung der Zugfestigkeit bedingen kann. Die Reduktion des Markes, durch welche die Gefäßbündel nach innen verschoben erscheinen, tritt nicht nur bei submerser Leben, sondern auch bei anderen Kulturbedingungen ein, z. B. an stark etiolierten Pflanzen vieler Arten.

Eine Grenze zwischen denjenigen hydrophilen Paravarianten, die aus irgendeinem Grunde als pathologische Strukturen angesprochen werden dürfen, und dem normalen Gewebebau typischer Wasserbewohner zu ziehen, ist durchaus unmöglich. Lehnen wir die finale Deutung der an „akzidentellen“ Hydrophyten gefundenen Mesophyllstrukturen usw. ab, so müssen wir gleichzeitig bezweifeln, daß die oft geschilderte „Plastizität“ der amphibischen Gewächse²⁾ und die an submers lebenden Hydrophyten wahrgenommene Vereinfachung des Gewebebaues als das Resultat zweckmäßiger Anpassung zu gelten haben. Für Gewächse und Erscheinungen beiderlei Art liegt meines Erachtens durchaus kein Grund vor, von den Wirkungen einer direkten Anpassung zu sprechen. Zwar sind gerade für die Struktureigentümlichkeiten der Wasserpflanzen mehr als einmal finale Deutungen vorgeschlagen, und für alle Einzelheiten ihres histologischen Aufbaues ist die Meinung verfochten worden, daß durch jene die Wasserpflanzen den auf sie einwirkenden äußeren Umständen besonders gut Rechnung zu tragen befähigt würden. Vergessen wir aber nicht, daß an beweiskräftigen Versuchen, die über das Leistungsvermögen der Wasserpflanzengewebe und die physiologischen Bedürfnisse der Hydrophyten Auskunft geben, noch großer Mangel herrscht, und bisher hauptsächlich der Wunsch, Beispiele für die Wirkung direkter Anpassung erbringen zu können, der Vater manches Gedankens geworden ist

*

*

*

1) SCHENCK, a. a. O. 1889, 483.

2) Vgl. z. B. HILDEBRAND, Über die Schwimmblätter von *Marsilia* und einigen anderen amphibischen Pflanzen (Bot. Zeitg. 1870, 28, 1, 17); VOLKENS, Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane (Jahrb. bot. Gartens Berlin 1884, 3); MASSART, L'accommodation individ. chez *Polygonum amphibium* (Bull. jard. bot. Bruxelles 1902, 1); DETTO, a. a. O. 1904, 159 ff.

Ähnliche Erwägungen wie die hydrophilen legen uns andere Paravarianten nahe, bei deren Schilderung wir uns kürzer fassen dürfen als bei jener.

Als halophile Paravariante ist diejenige zu bezeichnen, die durch den Chlornatriumgehalt des Bodens hervorgerufen werden kann.

Wir sprachen in dem der Entwicklungsmechanik gewidmeten Kapitel von den Erscheinungen der „künstlichen“ Sukkulenz, die durch Zusatz von NaCl an Pflanzen erzielt werden kann, die unter normalen Entwicklungsbedingungen nichts von Sukkulenz erkennen lassen, und durch welche eben jene Versuchspflanzen den typischen Halophyten histologisch ähnlich werden. Für diese wie für die experimentell erzielten NaCl-Sukkulenten sind bereits Versuche gemacht worden, ihren Bau als zweckmäßige Variante der typischen Strukturen zu erklären. Erinnerung man sich daran, daß LESAGE¹⁾ und PETHYBRIDGE²⁾ infolge der Kochsalzkultur bei vielen Arten keine sukkulente Veränderung, bei manchen aber Hemmung der Gewebsausbildung erzielten und eine Schädigung des Chlorophyllapparates beobachteten, so wird man mit DETTO geneigt sein, auch in den durch deutliche Zellvergrößerung gekennzeichneten Fällen „eher kataplastische Hypertrophien infolge ungünstiger Bedingungen als Anpassungen“ zu sehen³⁾.

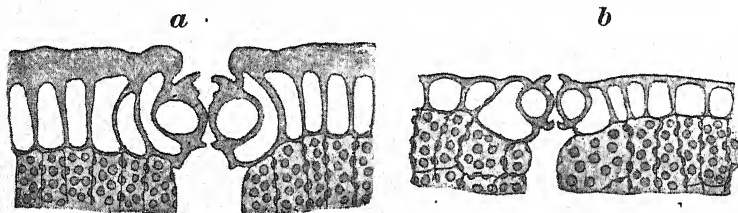


Fig. 285

Halophile Paravariante. *a* *Sonneratia acidia* von Salzboden, *b* von gewöhnlichem Boden. Nach SCHIMPER.

Fig. 285 zeigt nebeneinander die Blattepidermen der auf NaCl-haltigem und NaCl-freiem Boden erwachsenen Exemplare von *Sonneratia acidia*⁴⁾; auch die Versenkung der Stomata unter das Niveau der Epidermisaußenwände kann uns nicht als überraschendes Merkmal der Anpassung erscheinen, nachdem wir früher gehört haben, daß unter den verschiedensten Bedingungen die Epidermiszellen stärkeres Wachstum zeigen als die Schließzellen (s. o. p. 309). —

Schließlich ist noch auf eine Paravariante hinzuweisen, die im Bau der reproduktiven Organe sich ausdrückt: die kleistogamen Blüten sind, wie GÖBEL und RITZEROW u. a. gezeigt haben, unfraglich Hemmungsbildungen, die sich durch Ernährungsstörungen verschiedener Art hervorrufen lassen⁵⁾; mehr oder minder starke Hypoplasie spricht sich sowohl in

1) LESAGE, s. o. p. 438.

2) PETHYBRIDGE, Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanze. Dissertation, Göttingen 1899.

3) KÜSTER, I. Aufl. 1903, 90; DETTO, a. a. O. 1904, 185.

4) SCHIMPER, A. F. W., Die indo-malayische Strandflora 1891.

5) GÖBEL, Über kleistogame Blüten und die Anpassungstheorien (Biol. Zentralbl. 1904, 24, 673); RITZEROW, Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten (Flora 1908, 98, 163). Ferner GLÜCK, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse 1911, 3, 612.

den morphologischen Charakteren der kleistogamen Blüten aus, als auch in den histologischen (s. o. p. 281). An dieser Deutung der kleistogamen Blüten als Hypoplasie kann es nichts ändern, wenn sich herausstellt, daß die kleistogamen Blüten in vielen Fällen ebenso bedeutungsvolle Glieder des Pflanzenkörpers sind wie die chasmogamen Blüten, oder gar die kleistogamen Blüten unter bestimmten Umständen der Fortpflanzung der Arten besser zu dienen imstande sind als die chasmogamen¹⁾ — ich erinnere an das, was oben über die Leistungsfähigkeit der Schattenblätter zu sagen war. Dieser Nachweis enthält keinesfalls eine Nötigung dazu, in der Entstehung kleistogamer Blüten den Ausdruck einer besonderen Anpassungsleistung der Pflanzen zu finden.

* *

Alle bisher besprochenen Paravarianten sind in DETTOS Sinne als regressiv zu bezeichnen. Eine Besprechung der progressiven, d. h. derjenigen Varianten, die dem xerophilen Typus sich nähern und überhaupt durch ein Plus in allen oder einigen histologischen Charakteren gekennzeichnet werden, erübrigt sich; denn wir würden bei ihr dieselbe Reihe von Erscheinungen vorzuführen haben wie bei Besprechung der regressiven Paravarianten, nur gleichsam vom anderen Pol der Reihe her betrachtet. Die regressiven Veränderungen haben wir als Hypoplasien, als den Ausdruck irgendwelcher Entwicklungshemmungen erkannt: fehlen die Hemmungen oder kommen sie in Wegfall, so tritt auch keine Regression in der Ausbildung der histologischen Merkmale ein. Die Erscheinung, daß die Kutikula immer stärker, die Behaarung immer üppiger, die mechanischen Gewebe immer reichlicher und die Differenzierung des Mesophylls immer deutlicher werden, wenn die Trockenheit der Luft und die Intensität des Lichtes zunehmen, kann keine andere finale Bedeutung für sich in Anspruch nehmen, als das entgegengesetzte Phänomen. Dem Grad der Intensität, mit welcher bestimmte Faktoren auf die Pflanzen wirken, entspricht der Grad der Ausbildung, welchen die Zellen und Gewebe erreichen, und es wäre Willkür, wollte man einen bestimmten Grad der Ausbildung gleichsam als Normalpunkt verstanden wissen und alles, was in der Richtung zum xerophilen Pol der Paravariantenkette ihn überschreitet, als den Ausdruck einer geheimnisvollen Fähigkeit zu zweckmäßiger Anpassung betrachten. Daher kann ich auch denjenigen Fällen progressiver Veränderung keine andere Bedeutung als den bisher besprochenen beimesen, in welchen die Pflanzenorgane einen höheren Grad der Gewebeausbildung erreichen, als er ihnen unter denjenigen Bedingungen erreichbar zu sein pflegt, die wir normale nennen, in welchen z. B. die Blätter typischer Schattenpflanzen wie *Asarum*²⁾ bei hinreichend intensiver Belichtung Sonnenblattstruktur annehmen, oder wenn Pflanzen, die in der Ebene heimisch sind, in alpinem Klima unter dem Einfluß der kräftigeren Insolation ihre Mesophyllstruktur progressiv ausbilden.

* *

1) Vgl. hierzu GÜBEL, a. a. O. 1904; BURCK, Die Mutation als Ursache der Kleistogamie (Rec. trav. bot. néerl. 1904, No. 1—4, 37) und LOEW. C., Bemerkungen zu BURCK, Die Mutation usw. (Biol. Zentralbl. 1906, 26, 129).

2) KRATZMANN, Sonnen- und Schattenblätter bei *Asarum europaeum* L. (Österr. bot. Zeitschr. 1904, 64, 169).

Neben Paravarianten, deren Eintreten von den in der Außenwelt verwirklichten Bedingungen abhängt, gibt es andere, über deren Erscheinen innere, d. h. im Organismus selbst liegende Bedingungen entscheiden — ich meine die Paravariante Jugend- und Folgeform. Histologisch betrachtet, pflegt sich die Jugend- von der Folgeform mehr oder minder auffällig dadurch zu unterscheiden, daß jene die regressive, diese die progressive Modifikation darstellt: die Jugendform wiederholt gewöhnlich die von uns so oft wiedergefundenen Charaktere der Gewebshypoplasie; in ihrer geringeren Gewebedifferenzierung sehen wir eine Hemmungserscheinung, nicht eine Anpassung an die Außenbedingungen, die während der Jugendzeit der Pflanzen verwirklicht zu sein pflegen¹⁾. Mit dieser Auffassung stimmt es durchaus überein, daß bei Hemmung der Entwicklung durch schädigende Einflüsse, durch traumatische Eingriffe²⁾, durch Parasiten³⁾ usw. an vielen Pflanzen die Jugendform experimentell hervorgerufen werden kann. Mit den Organformen der letzteren erscheinen dann auch im „ontogenetischen Rückschlag“ die histologischen Charaktere, die jene kennzeichnen.

VISCHER betont mit Recht, daß das „Zurückgreifen auf die Jugendform“ die Reaktion der Pflanze auf die verschiedensten Bedingungen darstelle, und daß dabei das Verhältnis der Salze zu den Kohlenhydraten die entscheidende Rolle spiele: bei den Primär- oder Rückschlagsformen ist die relative Masse der Nährsalze eine höhere, bei den Folgeformen in der Regel die der Assimilate⁴⁾; die Folgeform mit ihren Wandverdickungen, sagt VISCHER, „stellt keine zweckmäßige Reaktion auf ein Bedürfnis der Pflanze dar. Die Verdickungen der Wände treten völlig unabhängig von der Luftfeuchtigkeit und dem den Wurzeln zur Verfügung stehenden Wasser auf und sind nur durch Anhäufung von Assimilaten und Mangel an Nährsalzen bedingt“.

Daß die Hypoplasie so weit gehen kann, daß nicht nur die der normal entwickelten Jugendform entsprechenden Gewebestrukturen sichtbar werden, sondern noch einfachere, dem homogenen Gewebe sich noch mehr nähernde erzielt werden, kann nicht überraschen.

Im allgemeinen sind in jugendlichen Pflanzenindividuen Kombinationen von inneren Bedingungen verwirklicht, welche die regressive Ausbildung vieler Charaktere veranlassen. Der Fall ist aber auch vorstellbar, daß die Folgeform unter hemmenden inneren Bedingungen sich entwickelt und der Verlauf der Ontogenese eines Individuums einer Regression gleichkommt, so daß ontogenetische Rückschläge als progressive Metamorphosen

1) Vgl. z. B. GÖBEL, Organographie, 1. Aufl. 1898, 123. VISCHER, W., Exper. Beitr. z. Kenntn. d. Jugend- u. Folgeformen xerophiler Pfl. (Flora 1915, **103**, 1).

2) BEYERINCK, L. BEISSNERS Untersuchungen bezügl. der *Retinispora*-Fragen (Bot. Zeitg. 1890, **48**, 517).

3) KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 266 ff.

4) VISCHER, a. a. O. 1915, 66 resümiert dahin, daß starkes Zurückschneiden, gute Bewurzelung, Abschneiden der Blätter, feuchte Luft, Entfernen der Reserveassimilate, Düngung und Kultur in Nährlösungen in demselben Sinne, und zwar zugunsten des Aschengehaltes und der Rückschlagsform wirken, während schwache Bewurzelung, gute Belichtung, Beschneiden der Wurzeln, Kultur in Sand oder reinem Wasser zugunsten der Assimilate und der Folgeform wirken. Ob mit dieser Fassung, die einer sehr großen Zahl von Fällen befriedigend Rechnung trägt, der Schlüssel zur Erklärung aller Fälle gefunden ist, und ob z. B. die Rückkehr zur Jugendform, die nach parasitärer Infektion beobachtet wird, in derselben Weise kausal verständlich zu machen ist, bedarf weiterer Prüfung.

zu bewerten sind. Es ist weiterhin der Fall nicht nur denkbar, sondern auch zuweilen in der freien Natur verwirklicht, daß die äußere Form der Folgeblätter zwar noch zu bilden einer Pflanze möglich ist, daß aber die für diese Folgeform gewöhnlich kennzeichnende histologische Differenzierung unvollkommen bleibt; ebensowenig wird es unerlässlich sein, daß Jugendform und regressive Gewebsausbildung sich gesetzmäßig zueinander finden: die Ausbildung der äußeren Form und inneren Struktur werden bei diesen wie jenen wohl die Reaktion der Pflanze auf ähnliche und zumeist miteinander sich kombinierende Faktoren darstellen, doch nicht die Wirkung völlig identischer Kombinationen innerer und äußerer Bedingungen¹⁾.

Im Anschluß an DETTO möchte ich hier noch auf die Beobachtungen COSTANTINS zurückkommen, der an oberirdischen Sprossen, die er im Experiment zu hypogäischer Entwicklung nötigte, endodermisartige Korkzellen erscheinen sah, d. h. Struktureigentümlichkeiten, die normalerweise nur an Wurzeln und Rhizomen gefunden werden²⁾. Da Endodermen vielfach auch bei oberirdischen Stengeln vorkommen, ist einerseits die ökologische Bedeutung schon an sich fraglich, andererseits wird es durch jenen Befund noch wahrscheinlicher, daß es sich bei jenen progressiven Paravarianten um Rückschläge handelt und nicht um „Anpassungen“ (DETTO³⁾).

6. Funktionelle Anpassung.

Funktionelle Anpassung ist die Anpassung von Organismen, Organen, Geweben oder Zellen an irgendeine Funktion; sie erfolgt beim Ausüben der Funktion und macht die sich anpassenden Teile für ihre Funktionen tauglicher. Der Begriff der funktionellen Anpassung ist von Roux aufgestellt und von ihm und anderen an zahlreichen, der Anatomie der Tiere entnommenen Beispielen erläutert worden⁴⁾. Wird die funktionelle Anpassung durch Zellenvermehrung vermittelt, so liegt Aktivitätshyperplasie (VIRCHOW) vor⁵⁾.

Sind auch die Gewebe der Pflanzen zu funktioneller Anpassung befähigt?

Um die Fähigkeit bestimmter Gewebe zu funktioneller Anpassung prüfen zu können, wird es nötig sein, sie zu gesteigerter Tätigkeit zu bringen. Diese Forderung ist keineswegs immer leicht zu erfüllen: Assimilationsgewebe zu gesteigerter Assimilationstätigkeit zu „zwingen“, wird schwerlich angehen; ebensowenig werden sich die Durchlüftungsgewebe, die Sekre-

1) Aus diesen Gründen halte ich die von BUDDE (Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Blattes auf Grund volumetr. Messungen, Botan. Arch. 1923, **4**, 443) an SCHRAMM (a. a. O. 1912, 281) geübte Kritik für allzu streng; letzterer hatte die Schattenblätter hinsichtlich ihrer Struktur in Parallele zu der Jugendform der Pflanzen gebracht (vgl. oben p. 288, Anm. 3).

2) COSTANTIN, Rech. sur l'infl. qu'exerce le milieu sur la struct. des racines (Ann. sc. nat. bot. sér. 7, 1885, **1**, 135); SCHWENDENER, Über den gegenwärtigen Stand der Deszendenzlehre in der Botanik (Naturwiss. Wochenschr. 1902, **18**, N. F., **2**, 121). Vgl. auch oben „Etiollement“, p. 44.

3) DETTO, a. a. O. 1904, 161, 182.

4) Vgl. namentlich ROUX, Über die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe (Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1879, **13**); Ges. Abhandl. 1895 **1**, 128; Zusammenfassung bei LEVY, O., Funktionelle Anpassung (Handwörterbuch d. Naturwiss. 1913, **4**, 420).

5) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 141.

tions-, Speicher-, die Bewegungsgewebe usw. in einer für unsere Fragestellung geeigneten Weise zu übernormal lebhafter Tätigkeit bringen lassen. Günstiger liegen die Verhältnisse bei der mechanischen Beanspruchung der Pflanzengewebe, die wir leicht über das Normalmaß hinaus steigern können, und bei den Leitbündeln, durch die wir größere Stoff- und Wassermassen fließen lassen können, als es unter normalen Umständen der Fall ist.

Weiterhin ist zu erwägen, daß nicht bei allen Geweben sich leicht wird entscheiden lassen, ob sie durch irgendwelche Veränderungen, die sie infolge veränderter Inanspruchnahme durchmachen, zur Erledigung bestimmter Funktionen wirklich tauglicher werden.

Schließlich ist daran zu erinnern, daß manche Zellen- und Gewebeformen erst dann ihre spezifischen Funktionen ausüben, wenn sie tot sind; gesteigerte Inanspruchnahme wird bei ihnen naturgemäß keine Anpassung mehr hervorrufen können. —

Nähere Prüfung erfordern, wie wir bereits sahen, die mechanischen und die leitenden Gewebe.

Ob die mechanischen Gewebe durch mechanische Inanspruchnahme in der Entwicklung gefördert werden können, haben wir oben (s. Mechanomorphosen) zu erörtern gehabt. Die Zahl der Pflanzen, bei welchen eine Förderung der mechanischen Gewebe durch longitudinalen Zug hervorgerufen werden konnte, ist allerdings sehr gering gegenüber der Zahl derjenigen, die nicht zu entsprechender Gewebeverstärkung gebracht werden können, und auch bei jenen wenigen sind die durch gesteigerte Inanspruchnahme erzeugten Verstärkungen sehr bescheiden. Anders steht es bei kamptotrophischen und den ihnen vergleichbaren Gewebeveränderungen, welchen weite Verbreitung zukommt, und welche bestimmte, mechanisch besonders stark in Anspruch genommene Gewebe durch Verdickung der Wände und andere Veränderungen besonders leistungsfähig werden lassen.

Genauere Untersuchungen liegen für die mechanischen Eigenschaften des Weiß- und Rotholzes vor.

Das auf der Zugseite plagiotroper Äste liegende Weißholz besitzt, wie SONNTAG gezeigt hat, eine doppelt so große Zugfestigkeit wie das Rotholz der Druckseite; andererseits ist dieses druckfester als das Weißholz¹⁾. Die physikalischen Qualitäten entsprechen also den an die beiden Holzformen gestellten Ansprüchen. Natürlich fehlt jeder Anlaß, die von JACCARD beschriebenen und andere Rotholzanomalien (s. o. Fig. 275 u. 276) als zweckmäßige Bildungen zu betrachten.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit darauf hinweisen, daß Zunahme in der Tragfähigkeit irgendwelcher Pflanzenteile vielleicht auch auf andere Weise als durch Vermehrung der mechanischen Elemente oder durch Dickenwachstum der einzelnen zustande kommen kann. Bekanntlich können durch die mechanische Inanspruchnahme an sich schon die Kohäsionsverhältnisse innerhalb der gedehnten Körper wesentlich verändert werden²⁾. Es scheint nicht ausgeschlossen, daß auch die spezifischen Kohäsionsverhältnisse der Zellulosehäute durch mechanische Inanspruchnahme im Sinne erhöhter

1) SONNTAG, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 71).

2) Vgl. z. B. VILLARI, Über die Elastizität des Kautschuks (POGGENDORFS Annalen d. Phys. u. Chemie 1871, **143**).

mechanischer Leistungsfähigkeit verändert und durch Kraftwirkungen ähnliche Resultate gezeitigt werden wie in den soeben erwähnten Fällen durch funktionelle Anpassung.

Über die Veränderung der leitenden Gewebe in denjenigen Organen, deren Leitbündel von einem lebhafteren Strom durchflossen werden als unter normalen Verhältnissen, haben wir ebenfalls schon bei Besprechung der korrelativen Beeinflussungen berichtet.

Hinsichtlich der Wasserleitung ist zu sagen, daß durch sie und für sie tote Anteile des Bündelgewebes in Anspruch genommen werden, die Veränderung in den abnorm in Anspruch genommenen Bündeln erfolgt nicht in der Weise, daß die Gefäße selbst, durch welche, wie sich annehmen läßt, ein besonders lebhafter Transpirationsstrom fließt, leistungsfähiger werden, sondern daß ein in der Nähe jener Gefäße liegendes meristematisches Gewebe zur Neuproduktion entsprechender Elemente angeregt wird¹⁾.

Gleichviel welche Erweiterungen man den Begriffen der funktionellen Anpassung oder der Aktivitätshyperplasie hiernach geben will, so bleibt die Berechtigung ihrer Anwendbarkeit auf die von DE VRIES, VÖCHTING und WINKLER u. a. studierten Leitbündelverstärkungen doch deswegen zweifelhaft, weil der determinierende Einfluß der gesteigerten Funktion noch nicht als erwiesen betrachtet werden kann; wir haben früher gesehen, daß analoge Gefäßbündelverstärkungen auch da auftreten, wo von einer Steigerung der Inanspruchnahme nicht wohl gesprochen werden kann (s. o. p. 483); daher muß es fraglich scheinen, ob in denjenigen Fällen, in welchen gesteigerte Inanspruchnahme sicher oder doch wenigstens als möglich in Betracht zu ziehen ist, eben diese das wirksame Agens darstellt. Es fehlt nicht an Fällen, in welchen man — überzeugt von den stets zweckmäßigen Reaktionsweisen der Organismen — erst von der Verstärkung der Leitbündel auf gesteigerte Inanspruchnahme geschlossen hat. —

Für die finale Bewertung sind freilich diese ätiologischen Distinktionen belanglos; es kann nicht zweifelhaft sein, daß die vom Kambium gelieferten Neubildungen in denjenigen Fällen, in welchen eine Mehrleistung den Gefäßbündeln zugemutet wird, ebenso zweckmäßig wie sie nutzlos für diejenigen Organe sind, deren Leistungen unverändert oder doch unerhöht bleiben. —

Noch einige Worte über die Frage, ob mechanische Inanspruchnahme auf die Gruppierung der verschiedenen Gewebeformen eines Organs im Sinne zweckmäßiger Umgestaltung Einfluß hat.

Wir sprachen oben bereits von den Veränderungen, welche die submerse Lebensweise bei *Cardamine* hervorruft, und die nach SCHENCK die Sprosse zugfester machen sollen, indem die Leitbündelstränge nach der Mitte der Achse zu verschoben werden. Von einer zweckmäßigen Umgestaltung oder gar von einer funktionellen Anpassung, die unter dem Einfluß gesteigerter Inanspruchnahme erfolgt, kann aber nicht die Rede sein, wie wir vorhin bereits auseinandergesetzt haben²⁾.

1) Vgl. WINKLER, Über die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel (Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, 45, 1, 78).

2) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 52.

Ebenso steht es um WILDTs Versuchsergebnisse. WILDT¹⁾ gelang es, durch mechanischen Zug „Ernährungswurzeln“, d. h. solche, welche durch den Besitz eines Markes und eines unregelmäßig geformten Zentralzylinders ausgezeichnet sind, in „Befestigungswurzeln“, d. h. in marklose und mit runder Stele ausgestattete zu verwandeln, und kam zu der Meinung, daß durch die mechanische Inanspruchnahme „möglichst zugfeste Konstruktionen mit zentripetaler Tendenz“ entstehen. Nicht anders als bei SCHENCKs submersen Exemplaren von *Cardamine* handelt es sich auch bei den sogenannten Befestigungswurzeln um Hemmungsbildungen, die nach FLASKÄMPERS Untersuchungen²⁾ keineswegs durch besondere Zugfestigkeit ausgezeichnet sind, andererseits durch verschiedene Ernährungsstörungen ebenso hervorgerufen werden können wie durch mechanischen Zug.

Diejenigen, welche derselben Frage eine finale Färbung zu geben vorzogen, erwogen die Möglichkeit, daß unter abnormen Umständen die Entwicklung bestimmter Gewebsformen unterbleibt, weil für sie kein Bedürfnis besteht, und ihre Nichtbildung als Materialersparnis für die Pflanze vorteilhaft ist. Daß Pflanzen, die abnormerweise sich submers entwickeln und vom umgebenden Medium getragen keine mechanischen Gewebe entwickeln, wird nach dem, was wir schon in verschiedenen Zusammenhängen über die hemmende Wirkung der submersen Lebensweise auf die Ausbildung der verschiedenartigsten Gewebeformen zu sagen hatten, nicht als Reaktion auf verminderte mechanische Inanspruchnahme gelten dürfen; denn wir wissen, daß die Ausbildung der mechanischen Gewebe auch dann unterbleibt, wenn die Außenbedingungen sie keineswegs überflüssig machen, oder das umgebende Medium durch seine physikalischen Eigenschaften die Leistung jener Gewebeformen gleichsam übernimmt. Der Ansicht, daß die Hemmung in der Entwicklung überflüssig gewordener Gewebeformen als Materialersparnis für den Organismus wertvoll werden könnte, liegt eine anthropomorphistische Vorstellung zugrunde.

Daß Nichtgebrauch zur Rückbildung eines Gewebes führen könnte, ist bei der Organisation pflanzlicher Gewebe und bei der geringen Rolle, welche die Rückdifferenzierung für sie spielt, von vornherein wenig wahrscheinlich. Dagegen hat die Auffassung, daß unter anomalen Bedingungen die Entwicklung eines Gewebes ausfällt oder hypoplastisch bleibt, weil der von der Inanspruchnahme auf das Bildungsgewebe oder noch undifferenzierte Gewebe ausgehende Reiz ausgefallen war (in erster Linie wird an die mechanische Inanspruchnahme zu denken sein), schon wiederholt ihre Vertreter gefunden.

Der vermeintlichen Aktivitätshyperplasie eine Inaktivitätshyperplasie³⁾ gegenüberzustellen, wird nicht angehen. TSCHIRCH erklärt die schwache Ausbildung der mechanischen Bestandteile im Rindengewebe der Trauervarietäten dadurch, daß die Zweige weniger auf Biegezugfestigkeit

1) WILDT, Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. Dissertation, Bonn 1906.

2) FLASKÄMPER, Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorrhizie bei Dikotylen (Flora 1910, 101, 181).

3) Vgl. KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 53.

in Anspruch genommen werden¹⁾). Neuerdings ist RIPPEL²⁾ auf die Inaktivitätshyperplasie zurückgekommen, um die auffällige Reduktion der mechanischen Gewebe in besonders trocken erzogenen Pflanzen zu erklären, der gegenüber festzustellen war, daß alle anderen Gewebe eine progressive Entwicklung zum xerophilen Typus hin erkennen ließen.

Wenn ein Organ einer Pflanze die Funktionen eines anderen übernimmt, so „vikariiert“ es für dieses. Der Wechsel in der Funktion wird kenntlich und wird erschlossen aus Änderungen in der Struktur der betreffenden Organe. Handelte es sich bei der Behandlung der Aktivitätshyperplasien darum, Beziehungen zwischen quantitativen Änderungen in den Leistungen der Pflanzenorgane und ihrem anatomischen Aufbau nachzugehen, so führen die „vikariierenden“ Organe zu der Frage nach der Beeinflussung der Gewebe durch qualitative Änderungen ihrer Leistungen. Selbstverständlich läßt sich zwischen Fällen der einen und der anderen Art keine scharfe Grenze ziehen.

VÖCHTING hat eine eingehende Studie über vikariierende Organe veröffentlicht³⁾, die über die formale Wandelbarkeit einer stattlichen Zahl höherer Gewächse überraschenden Aufschluß gibt.

Bei der ersten Gruppe seiner Versuche handelte es sich darum, daß „einem zwar schon ausgebildeten, aber noch wachstumsfähigen Organ, das unter normalen Verhältnissen eine bestimmte Aufgabe im Haushalt der Pflanze erfüllt und den dieser Aufgabe entsprechenden besonderen Bau hat, eine seiner Natur mehr oder weniger fremde Funktion“ übertragen wurde. Indem Knollen von *Dahlia*, *Solanum tuberosum* oder *Oxalis crassicaulis* in den Grundstock der Pflanze eingeschaltet wurden, zwang sie der Experimentator, neue Funktionen zu erfüllen: sie hatten nunmehr die Leitung von Nährstoffen aller Art zu übernehmen und überdies das Pflanzegebilde stützen zu helfen.

Beiden neuen Aufgaben werden, wie VÖCHTING auseinandersetzt, die von ihm untersuchten Gewächse gerecht: der ersten dadurch, „daß sie entweder, wie die *Dahlia*, die verschiedenen leitenden Elemente des Gefäß- und Siebteiles bloß verstärkten, ohne neue Zellenformen zu bilden, oder daß sie zu den vorhandenen Elementen neue Formen erzeugten, die in normalem Zustande nicht vorhanden sind, so die Knollen der Kartoffel und der *Oxalis*. Um die zweite Aufgabe zu erfüllen, bildeten die Organe mechanische Zellen, die den beiden zuletzt genannten Knollen unter gewöhnlichen Verhältnissen gänzlich fremd sind, und in denen der *Dahlia* nur an bestimmten Orten und in relativ geringer Masse entstehen“⁴⁾.

Was die zuerst genannten Veränderungen betrifft, so handelt es sich bei ihnen um die bei Behandlung entwicklungsmechanische Fragen („Korrelationen“) wiederholt erwähnten Bildungen, d. h. um die Betätigung

1) TSCHIRCH, A., Beitr. z. Kenntn. d. mechan. Gewebesystems (Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, **16**, 315, 329). K. LÖWY fand namentlich bei „trauernden“ Formen von *Morus*, *Sophora* und *Caragana* bemerkenswerte Abnahme der Rindenfasern (Üb. Unterschiede in der Anat. v. Zweigen d. Trauerbäume u. d. entsprechenden aufrechten Formen, Ber. d. D. Bot. Ges. 1917, **35**, 104; dort weitere Literaturangaben).

2) RIPPEL, A., D. Einfl. d. Bodentrockenheit auf d. anat. Bau d. Pfl. insbes. v. *Sinapis alba* usw. (Beih. z. Botan. Zentralbl., Abt. I, 1919, **36**, 187, 230 ff.).

3) VÖCHTING, Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, **34**, 1); über den Terminus vikariierender Organe ibid. 6 (nach AUTENRIETH).

4) VÖCHTING, a. a. O. 1899, 77, 78.

von Kambien, die unter normalen Umständen nicht zur Entwicklung kommen, und um Lieferung von typisch zusammengesetzten Leitbündelanteilen zu den bereits vorhandenen primären.

Bei der zweiten Gruppe von Fällen wird ein Organismus oder der Teil eines solchen verhindert, „ein für den Haushalt notwendiges und wichtiges Organ zu bilden. Die Folge davon ist, daß nunmehr ein Organ neu erzeugt wird, welches die Aufgabe des fehlenden Gliedes vikariierend übernimmt“. Es handelt sich bei den von VÖCHTING beschriebenen Organumwandlungen stets um Knollenbildung: aus Internodien, aus Rhizomen, aus Blattstielen, aus Wurzeln läßt VÖCHTING Knollen hervorgehen, d. h. der Kugelform sich nähernde, parenchymreiche Speicherorgane.

Bei der Beurteilung dieser neuen Produkte darf nicht außer acht gelassen werden, daß immer nur gerade diejenigen Gebilde neu erzeugt werden, die durch Mangel an Gewebedifferenzierung ausgezeichnet sind, und deren histologischer Aufbau in erster Linie durch denselben Parenchymreichtum gekennzeichnet wird, der bei abnormen Geweben der verschiedensten Art sich wiederholt.

Die Beschreibung, die VÖCHTING von der Umwandlung eines Laubsproßinternodiums von *Boussingaultia baselloides* in eine Knolle gibt — lebhaftige Teilung der Markzellen, Sprengung des Bastringes, Verschiebung der Gefäßbündel nach der Peripherie zu, lebhaftige Teilung der Kambiumzellen, Neubildung von Gefäßbündeln¹⁾ — paßt in allen wesentlichen Zügen auf die Histogenese einer im Mark sich entwickelnden Stengelgalle, etwa der von *Aulacidea hieracii* (auf *Hieracium*) oder ähnlichen — nur daß bei den Knollen die spezifischen Gewebequalitäten prosoplasmatischer Gallen fehlen, und die für alle kataplasmatischen Produkte charakteristischen Massen undifferenzierten Parenchyms vorherrschen.

VÖCHTINGS Befunde sind für die experimentelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen von größtem Interesse, aber eine Stütze für die Lehre von der „inneren Selbststeuerung“ der Organismen oder das „teleologische Kausalgesetz“ PRÜGERS vermag ich in ihnen nicht zu erkennen. Es ist nichts davon bekannt, daß Wurzeln die Funktion von Achsen oder Blättern übernehmen und dabei histologisch sich diesen ähnlich machen können; ebensowenig wie Blätter Wurzelstruktur oder Achsen typische Blätterstrukturen dann produzieren, wenn nach Resektion „Bedürfnis“ für derartige Umwandlungen vorzuliegen scheinen könnte. Solange die Fähigkeit der Pflanzen zur Selbststeuerung nicht über die Produktion von Geweben hinausgeht, die an Pflanzen der verschiedensten Art unter dem Einfluß der mannigfaltigsten Wachstumsstörungen gebildet werden, darf meines Erachtens dem Auftreten vikariierender Organe nicht die von VÖCHTING verteidigte Bedeutung beigemessen werden. Dazu kommt, daß die von VÖCHTING studierten abnormen Bildungen durch ihre histologischen Eigenschaften doch nur unvollkommen tauglich für die neuen Funktionen werden — ich erinnere an den geringen Grad der Festigkeit, den VÖCHTING bei manchen vikariierenden Organen beobachtet zu haben scheint²⁾ —, und andererseits auch unzweifelhaft zwecklose Bildungen nicht fehlen — das

1) VÖCHTING, a. a. O. 1899, 45.

2) Geringe Biegefestigkeit bei den vikariierenden Knollen von *Dahlia*; vgl. VÖCHTING, a. a. O. 1899, 30.

lehrt die Bildung von Speicherorganen an vegetationspunktlosen Sproßstücken (*Oxalis crassicaulis*).

Andererseits soll selbstverständlich nicht bezweifelt werden, daß unter Umständen die Speicherparenchymbildung für die Pflanze oder den Pflanzenteil, an dem sie erfolgt, von großem Vorteil werden kann. Ob und inwieweit die von VÖCHTING studierten Zweige und Zweigabschnitte, welche Knollen gebildet haben, einen Vorteil haben gegenüber denjenigen, an welchen die Knollenbildung zu unterdrücken gelingt, ist eine noch offene Frage.

Der Weg, der uns zum kausalen Verständnis der von VÖCHTING studierten abnormen Knollenbildungen führt, ist von demselben Forscher bereits gewiesen worden¹⁾.

7. Gallen.

Auch an denjenigen, der die pathologischen Gewebebildungen des Pflanzenkörpers nach finalen Gesichtspunkten zu beurteilen versucht, stellen die Gallen und zumal die komplizierten prosoplasmatischen Formen eine Fülle schwer lösbarer Fragen.

Die Gallen haben in der ökologischen Problemen sich widmenden biologischen Literatur verdientermaßen stets einen ausgezeichneten Platz in Anspruch genommen, da es sich bei ihnen um Gebilde handelt, die zweifellos zweckmäßigen Bau aufweisen, die aber mit diesem nicht die Pflanze, die jene zweckmäßigen Formen und Strukturen schafft, sondern ihre Parasiten, ihre „Feinde“, fördern. Für den Wirt vielmehr bedeutet die Gallenbildung in sehr zahlreichen Fällen einen beträchtlichen Stoffverlust, eine Schädigung, durch die ihm die Produkte vieler Blätter und ganzer Sproßabschnitte entzogen werden, und die ihn, wie wir z. B. von den Wirkungen der *Phylloxera* oder des *Myzoxylus laniger* wissen, völlig vernichten kann. Alle Versuche, die Phänomene der Zezidogenese für die Theorie zu retten und darzutun, daß letzten Endes doch auch die Gallenbildungen „zweckmäßige“ Abwehrreaktionen des infizierten Organismus darstellen, sind als mißlungen zu betrachten²⁾. —

Unzweifelhaft haben viele Gallen Eigenschaften, die für Leben und Entwicklung der Zezidozoen von sehr großer, oft ausschlaggebender Be-

1) VÖCHTINGS Art, aus dem histologischen Bau eines Organs auf dessen Funktion und die an dieses gestellten Anforderungen zu schließen, vermag ich nicht anzuerkennen: VÖCHTING schließt z. B. aus dem Auftreten von Holzzellgruppen, „daß die Organe erhöhten mechanischen Anforderungen zu entsprechen hatten“ (a. a. O. 31), und aus dem Ausbleiben einer Gewebeform gehe hervor, daß das Organ ihrer nicht bedarf (p. 46). VÖCHTING setzt also ein zweckmäßiges Reagieren des Organismus als selbstverständlich oder als bewiesen voraus, und hält es für wahrscheinlich, daß gewisse Elemente „nur nach dem vorhandenen Bedürfnis gebildet wurden, nicht aber darüber hinaus“ (p. 32).

2) In manchen Jahren macht sich die Erscheinung sehr auffällig, daß sich die Gallenwirte einer sehr großen Zahl der gallentragenden Organe entledigen: die Pappelbäume schütten zuweilen in großer Menge die von *Pemphigus*-Arten besiedelten Blätter ab, die Ulmen tun dasselbe nach reichlicher Infektion durch *Tetraneura ulmi*. Ob diese Schütte den Wirtspflanzen Vorteil bringt, ist schwer zu ermitteln; denn sie erfolgt erst nach Fertigstellung der Gallen und nimmt dem Baum nicht nur den Parasiten, sondern auch eine im Assimilationsdienst stehende Spreite. *Quercus pedunculata* schüttert in manchen Frühjahrten tausende von männlichen Infloreszenzen ab, die von *Neuroterus baccarum* besiedelt worden sind, während die gallentragenden Blätter dem Baume erhalten bleiben. Das typische Verhalten der infizierten Infloreszenzachsen war schon oben (p. 496) zu schildern.

deutung sind. Das stoffreiche Parenchym, das die Larvenhöhle zu umgeben pflegt, nährt den Parasiten, der mechanische Mantel macht die Gallen fest, besondere Gewebestrukturen lassen zur Zeit der Reife Ausgangspforten für den Bewohner der Galle entstehen usw.¹⁾ Die Gallen sind überhaupt die Voraussetzung für die Entwicklung sehr vieler Milben- und Insektenarten.

Diese und ähnliche Betrachtungen dürfen aber nicht dazu führen, von allen Einzelheiten, welche die Struktur der Gallen erkennen läßt, irgendeine vorteilhafte Wirkung für den gallenproduzierenden Parasiten zu erwarten und unbedingt nach einer in diesem Sinne gehaltenen finalen Deutung aller histologischen Charaktere der Gallen zu suchen. Solches Streben hat bereits manchen Gallenforscher zu abenteuerlichen Mutmaßungen geführt.

In erneuter Diskussion der an den Gallen wahrnehmbaren zweckmäßigen Strukturen hat der Weg geführt, den namentlich BECHER²⁾ mit seiner Lehre von der „fremddienlichen“ Zweckmäßigkeit der Gallen eingeschlagen hat; mit den Gallenbildungen dienen die Gallenwirte weder ihrem eigenen Individuum noch ihrer Spezies, sondern den Vertretern einer fremden Art, ihre Strukturen sind daher weder selbst- noch artdienlich, sondern fremddienlich. Eine Erklärungsmöglichkeit für diese Erscheinung findet der Philosoph im Psycholamarckismus, in der Annahme eines „überindividuellen Wesens“, das ebenso sehr im Gallenwirt wie im Gallenerzeuger sich offenbart. Das „überindividuelle Seelische“ (BECHER) wie die „überpersönliche Ganzheit“ (DRIESCH)³⁾ können aber nicht zum Gegenstand der naturwissenschaftlichen Forschung werden und sind daher Begriffe, die dem Naturforscher nicht vorwärts helfen.

Die Fremddienlichkeit durch Annahme eines vom Gallentier in den Gallenwirt eingeführten Anteils lebendiger, vermehrungsfähiger Substanz, die von dem tierischen Gallenerzeuger stammt und in den Zellen der Galle ständig wirkt und gestalten hilft, ist zuerst von WIESNER⁴⁾ versucht worden; neuerdings hat MIEHE auf diese Annahme zurückgegriffen⁵⁾.

Nach allem, was wir für die Unvereinbarkeit artfremden Plasmas wissen, und nach den Schwierigkeiten, auf welche die Lehre von der Ver-

1) Versuche, auch die Physiologie, insbesondere die Wachstumsbewegungen der Gallen vom Standpunkt teleologischer Betrachtung zu verstehen, bei MASSALONGO, C., Osseroazioni e considerazioni intorno al cecidio della *Lonchaea lasiophthalma* MACQ. (Atti R. Tit. Veneto Sc., Lett. ed Arti 1919/1920, **79**, 531; vgl. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1922, **32**, 283; organoide Gallen auf *Cynodon dactylon*).

2) BECHER, E., Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen u. d. Hypothese eines überindividuellen Seelischen. Leipzig 1917. Vgl. auch DRIESCH, Philosophie der Organischen 1921, p. 281. — Von den über BECHERS Buch berichtenden Besprechungen nenne ich die von KÜSTER (Die Naturwiss. 1917, **5**, 567), BRAUN, O., (ibid., 566), MAGNUS, W., (Zeitschr. f. Bot. 1918, **10**, 137) und MIEHE (Naturwiss. Wochenschr. 1917, N. F. **16**, 350). Ferner z. B. KLEIN, E. J., Die fremddienl. Zweckmäßigkeit (Arch. trim. Inst. Gr.-D. Luxembourg, N. Ser., 1917, **7**, 61), HEIKERTINGER, F., Das Scheinproblem von der „fremddienl. Zweckmäßigkeit“ (Die Naturwiss. 1918, **6**, 181; hierzu E. BECHERS Erwiderung, ibid. 185). COCKERELL, T. D. A., The evolution of insect galls (Entomologist, 1890, **23**, 73); KRANICHFELD, Eine neue Unters. üb. d fremddienl. Zweckmäßigkeit (Naturwiss. Wochenschr. 1921, N. F. **20**, 617); MÜLLER, A., Die sog. fremddienl. Zweckmäßigkeit u. die menschl. Pathol. (VIRCHOWS Arch. 1923, **244**, 308); TROTTER, A., Interno all' evoluzione morfol. delle galle (Marcellia 1920, **19**, 120, 129).

3) DRIESCH, Philos. d. Organischen 1909.

4) WIESNER, J., Die Elementarstruktur u. d. Wachst. d. lebenden Substanz, 1892.

5) MIEHES Referat a. a. O. 1917.

schmelzung von Wirts- und Pilzplasma (ERIKSSON's „Mykoplasma“-Theorie) gestoßen ist, werden wir auch jenen Annahmen unsere Zustimmung versagen müssen¹⁾. —

Daß bei der Umgrenzung der Begriffe der „Galle“ unter allen Umständen auf die biologischen Beziehungen Bezug genommen werden muß, welche zwischen Gallenwirt und Gallenerzeuger bestehen, ist bereits oben hervorgehoben worden. Vor einer Überschätzung der an den Gallen wahrgenommenen Eigenschaften — namentlich auch der histologischen — für das Leben und die Entwicklung der Gallentiere wird uns einerseits die vergleichende Betrachtung der pathologischen Gewebe bewahren, die uns die Übereinstimmung vieler die Gallen kennzeichnenden Charaktere mit den Merkmalen pathologischer Gewebebildungen anderer Provenienz lehrt — andererseits die Beachtung der „fakultativen“ Gallen. Namentlich durch MOLLIARD²⁾ sind wir darüber aufgeklärt worden, daß manche Gallentiere zuweilen auf ihrer Wirtspflanze ihren Entwicklungsgang durchmachen, auch ohne Gallen zu erzeugen; auch ohne die Wirkung, die der komplizierte Apparat einer Galle auf die Parasiten hat, können sich diese also entwickeln. Die Zahl der Gallen, die bisher als fakultative erkannt worden sind, ist gering; es ist klar, daß gallenlos lebende Zezidozoen leicht übersehen werden, und es muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die Zahl der fakultativen Gallen erheblich größer ist, als bisher nachzuweisen war. —

Leider ist über die phylogenetische Vergangenheit der heute uns vorliegenden Gallenformen so gut wie nichts bekannt. Vielleicht würde eine gute Einsicht in jene die Fremddienlichkeit und „Selbstschädlichkeit“ vieler hochorganisierten Gallen diese uns nicht erstaunlicher erscheinen lassen, als die Blüten derjenigen Gewächse, die ihre Sexualorgane mit einem reich gegliederten Apparat umgeben, ihren Samenansatz aber unabhängig von Insekten usw. auf dem Wege der Selbstbestäubung erreichen — oder das Verhalten derjenigen Pflanzen, die ihren Haushalt mit der Produktion zentnerschwerer Fruchtmassen belasten, ohne in diesen auch nur einen einzigen Samen zur Reife zu bringen. —

Wenn wir vorhin sagten, daß die Gallen für den Gallenwirt schädliche oder bestenfalls gleichgültige Gebilde seien, so gilt das für die überwiegende Mehrzahl der Gallen; Ausnahmen, d. h. solche Gallen, die nützlich für den Wirt wirken, sind selten. THOMAS hat sie als Euzezidien zu bezeichnen vorgeschlagen³⁾. Die bekanntesten Vertreter dieser Gruppe sind die Gallen, welche *Rhizobium radicicola* an den Wurzeln der Leguminosen erzeugt; ihre Bedeutung für den Wirt ist bekannt. Sollte HILTNER'S Auffassung⁴⁾

1) Die Tatsache, daß aus Gallen bei fortgesetztem Wachstum typische, d. h. dem normalen Bau der Gallenwirte entsprechende Organe entstehen können, widerspricht den Annahmen durchaus, ebenso die Genese der Pilzgallen, in welcher keine Plasmasfusionsmöglichkeit zu erkennen ist.

2) MOLLIARD, Une coléoptéroécidie nouvelle sur *Salix caprea*, type de cécidies facultatives (Rev. gén. de bot. 1904, **16**, 91). Von fakultativen Gallen darf man auch denjenigen Mykozezidien gegenüber sprechen, welche nur dann zur Entwicklung kommen, wenn der Pilz jugendliche Wirtsorgane infiziert; nach Infektion älterer Teile bleibt die Gallenbildung trotz normaler Entwicklung des Pilzes aus; vgl. GASSNER, G., Üb. einen eigenartigen *Uromyces* auf *Passiflora foetida* L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1922, **40**, 64).

3) THOMAS, Die Dipterozezidien von *Vaccinium uliginosum* usw. (Marcellia 1902, **1**, 146).

4) HILTNER in LAFARS Handb. d. techn. Mykol. 1904—1906, **3**, 45.

von dem Charakter der zwischen Wirt und Bakterien bestehenden Symbiose zutreffend sein, so hätten wir in ihr den Fall, daß je nach dem Grad der Virulenz der Bakterien und der Widerstandsfähigkeit des Wirtes die Wirkung der die Wurzeln besiedelnden Mikroorganismen verschieden — schädlich bei starker, förderlich bei schwacher Virulenz — wäre.

* * *

Fassen wir das Ergebnis unserer Prüfungen zusammen, so stellt sich heraus, daß wir keiner Klasse der pathologischen Gewebeformen gegenüber Veranlassung haben, in ihrer Bildung allgemein den Ausdruck der Fähigkeit der Pflanze zu sehen, auf veränderte und womöglich nur im Laboratorium verwirklichte Bedingungen zweckmäßig zu reagieren; es liegt durchaus kein Grund vor, die Unmöglichkeit, für viele pathologische Gewebeformen eine plausible ökologische Deutung zu finden, mit unserer noch unvollkommenen Einsicht in die Physiologie der abnormen Zellen und Gewebe und die unter abnormen Verhältnissen sich einstellenden Bedürfnisse der Pflanze zu erklären und mit der Gewißheit zu rechnen, daß bessere Einsicht in diese Fragen künftige Forscher die Zweckmäßigkeit auch der pathologischen Gewebeformen erkennen lassen wird.

Sehr viele der abnormen Strukturen sind schlechterdings und unter allen Umständen nutzlos oder sogar schädlich für die Pflanzen — vor allem ist das für diejenigen abnormen Strukturen ohne weiteres klar, die zum Tod der Zellen und Gewebe führen oder selbst schon die ersten Phänomene des Absterbens darstellen (s. o. p. 367 ff.). Nutzlos, ja sogar schädlich sind sämtliche hyperhydrischen Gewebe, sehr viele, vielleicht alle Erscheinungen der Wundholzbildung insofern, als bei ihr ein den verschiedensten äußeren Einflüssen gegenüber wenig widerstandsfähiges Gewebematerial entsteht; nutzlos oder schädlich sind viele der oben zusammengestellten qualitativen Wachstums- und Teilungsanomalien, ferner die im ätiologischen Abschnitt des Buches eingehend erörterten Knäuelbildungen, die isolierten Tracheengruppen im Kallus und im Mark; gleichgültig für die Pflanze oder sogar schädlich für sie sind sehr viele Regenerationsprozesse — z. B. die Überproduktion von Vegetationspunkten und Adventivsprossen am Kallus der Baumstümpfe. ähnl. m. Die Gallen schließlich stellen eine unerhörte Ausgabe von Stoffen dar, die nur den Feinden der Pflanze zugute kommt.

Zu einer anderen Gruppe würden diejenigen pathologischen Gewebeformen zu vereinigen sein, deren ökologische Bedeutung für den Organismus noch fraglich bleiben muß. Ist die Bildung von Wundkork rings um nekrotische Herde wirklich ein „zweckmäßiger“ Abschluß des Lebendigen von dem Toten? Offenbar leiden die Pflanzen keinen Schaden, wenn die Bildung des Wundkorkmantels nur einseitig erfolgt (s. o. p. 144), oder wenn die Verkorkung der neu gebildeten Zellenwände ausbleibt, oder überhaupt keine Zellenproduktion erfolgt; die Bedeutungslosigkeit, in der uns derartige Fälle die Wundkorkbildung erscheinen lassen, mahnt zur Vorsicht in der ökologischen Beurteilung derjenigen Fälle, in welchen mächtige Korkmäntel sich prompt um jeden Nekroseherd entwickeln.

Man hat wiederholt die Zellulosescheiden, die sich um die intrazellulär lebenden Hyphen der Ustilagineen und anderer pflanzenparasitischer Pilze bilden, als Schutzscheiden, ihre Bildung als eine zweckmäßige Abwehr-

maßregel bezeichnet¹⁾. Wovor soll die Pflanze durch die Zellulosescheide geschützt werden? Vor den von den Hyphen ausgehenden Stoffen? Solche Wirkung können wir uns aber nicht mit Sicherheit von den Zellulosescheiden versprechen; die Durchlässigkeit der Membranen für sehr viele gelöste Stoffe ist bekannt. Auch ist noch nicht festgestellt worden, daß Wirtszellen, welche Zellulosescheiden entwickeln, sich anders entwickelten als diejenigen Zellen derselben Infektionsstelle, welche die eingedrungenen Hyphen unumscheidet lassen, und die Tatsache, daß auch harmlose Fremdkörper wie totes Pilzmaterial, ja sogar Kristalle, Öltröpfen u. a. von Zellulose umscheidet werden können, warnt auch diejenigen Autoren, welche aus dem Eintreten und Ausbleiben eines Prozesses auf seine Nützlichkeit zu schließen pflegen, vor der voreiligen Beurteilung des von Ustilagineenwirten Geleisteten.

Ähnliche kritische Erwägungen wären auch manchen anderen Bildungen gegenüber am Platze, die man als zweckmäßige Abwehrreaktionen der Wirtsorganismen beschrieben hat²⁾.

Wie groß die Unsicherheit ist, die bei teleologischen Deutungen herrscht, illustrieren die Gallen, von deren fremddienlicher Zweckmäßigkeit soeben die Rede war, und welche anderen Autoren als Abwehrreaktion des infizierten Organismus verständlich zu sein scheinen³⁾.

Alle hier angedeuteten Ermittlungen und alle Zweifel werden uns aber nicht verkennen lassen, daß viele abnorme Bildungen des Pflanzenkörpers zweckmäßig für den Gesamtorganismus wirken können — wenigstens wenn bestimmte Voraussetzungen erfüllt sind. Der Kallus ist an sich ein nutzloses Gewebe; in vielen Fällen aber bereitet er die Regeneration der Vegetationspunkte vor. Ohne Kallus ferner vermögen Transplantate nicht anzuheilen — freilich handelt es sich bei diesen Leistungen oft mehr um Vorteile, die bei Pfropfungen und ähnlichen gewaltsamen Manipulationen der Mensch aus den Qualitäten des Kallus zieht, als um einen den Pflanzen gesicherten Nutzen.

Die monosymmetrische Ausbildung, die vielen Achsenorganen durch die Einwirkung einseitig angreifender Reize beigebracht wird, kann als zweckmäßige Reaktion angesprochen werden, sobald der Nachweis erbracht werden kann, daß auf beiden Seiten des betreffenden Organs oder doch wenigstens auf einer von ihnen diejenigen Strukturen entstehen, deren Leistungsfähigkeit den veränderten Umständen besser Rechnung trägt als die typische Struktur — ich erinnere an SONNTAGS Studien, die das Rot-

1) Über diese und ähnliche als Abwehrmaßregeln gedeutete Vorgänge vgl. z. B. GUTTENBERG, Beitr. z. physiol. Anat. d. Pilzgallen 1905, auch ZWEIFELT, Beitr. z. Kenntn. d. Saugphänomens d. Blattläuse u. d. Reaktionen d. Pflanzengallen (Zentralbl. f. Bakteriologie, Abt. II, 1915, **42**, 265, 304 ff.) u. v. a.

2) HEINRICHER (Üb. Versuche, die Mistel [*Viscum album* L.] auf monok. u. auf sukkulenten Gewächshauspfl. zu ziehen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. I, 1912, **121**, 541) beobachtete an den unter dem Einfluß der Mistel stehenden Stellen der Kakteensprosse parenchymatische Füllungen der unter den Spaltöffnungen liegenden Atemschlote; in der Verstopfung dieser Kanäle eine Abwehrmaßnahme zu finden, wird nur zulässig sein, wenn sich nachweisen läßt, daß jenes proliferierende Parenchym für den Parasiten eine nennenswerte Hemmung bedeutet. Daß Kallusgewebe jede Höhlung zu füllen vermag, war bereits wiederholt hervorzuheben (vgl. oben Fig. 60).

3) Vgl. z. B. ZWEIFELT, Zur Frage d. natürl. Schutzmittel d. Pfl. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1917, **67**, 39).

holz — wenigstens das unter dem Einfluß mechanischer Inanspruchnahme entstehende (s. o. p. 478) — als zweckmäßige Bildung erkennen lassen. Für analoge dorsiventrale Strukturen anderer Art steht der Nachweis noch aus.

Daß die Fähigkeit, bedingungsweise nützlich zu wirken, bereits für eine ganze Reihe abnormer Gewebeformen erkannt worden ist, haben wir oben wiederholt zu betonen Gelegenheit gefunden. —

Wir haben auf den ersten Seiten des vorliegenden Buches von den Schwierigkeiten gesprochen, die sich einer klaren, befriedigenden Abgrenzung des den Pathologen beschäftigenden Arbeitsgebietes in den Weg stellen; wir fanden keine Definition für die pathologischen oder abnormen Gewebe der Pflanzen, die uns nicht irgendwo in Schwierigkeiten gebracht hätte.

Auch bei der ökologischen Beurteilung nehmen die abnormen Gewebe keine wohldefinierbare Sonderstellung irgendwelcher Art ein. Was wir hier für die pathologischen Gewebe zu sagen gehabt haben, gilt im Prinzip auch für die normalen; auch die normalen Organe und Gewebe der Pflanzen sind zweifellos reich an nutzlosen, gleichgültigen Strukturen, und vielleicht fehlen ihnen solche nicht, die für den Gesamtorganismus schädlich sind. Es hieße einer vorgefaßten Meinung zum Worte verhelfen, wenn man behaupten wolle, daß alle an normalen Pflanzenorganen wahrgenommenen Strukturen irgendeine den Gesamtorganismus und seine Fortpflanzung fördernde Funktion haben „müßten“; ja sogar die Meinung, daß auch nur für die Mehrzahl der Strukturen eine ökologische Erklärung bereits gefunden, und die Beziehung zwischen ihren Hauptfunktionen und den morphologischen Eigentümlichkeiten der Zellen und der Gewebe darzulegen möglich geworden sei, eilt nach meinem Dafürhalten dem wirklichen Stand unserer Kenntnisse von der Physiologie der Zellen und Gewebe und unserer Einsicht in die Bedürfnisse des Gesamtorganismus nur allzu weit voraus.

Ebensowenig wie die entwicklungsmechanische Anatomie der Pflanzenorgane wird auch der final orientierte Zweig der Disziplin bei den Bemühungen um gültige Deutungen an den Ergebnissen der pathologischen Pflanzenanatomie vorübergehen dürfen; die Resultate der letzteren werden dazu beitragen, den um teleologische Deutungen bemühten Forscher bei seinen Schlüssen zur Vorsicht zu mahnen und manche Auffassung zu berichtigen, die in der physiologisch-anatomischen Literatur Eingang gefunden hat.

Nachträge.

Während des Druckes sind eine Reihe von Arbeiten erschienen oder mir zugänglich geworden, auf die ich zu meinem Bedauern weder im Text noch in den Fußnoten mehr hinweisen konnte. Die wichtigsten von ihnen sind als „Nachträge“ hier zusammengestellt worden.

Panaschierte Pflanzen.

SABNIS, T. S., Inheritance of variegation (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1924, **32**, 61): Mitteilungen über die Struktur panaschierter *Hydrangea*-Blätter.

KÜSTER, E., Zur physikalischen Chemie einiger Blattfleckkrankheiten (Sitzungsberichte oberhess. Ges. f. Natur- u. Heilkde. 1925): Mitteilungen über die Achatzeichnung gefleckter *Ajuga*-Blätter (vgl. oben p. 15) und verwandte Erscheinungen.

Hyperhydrische Gewebe.

HAHN, GL. G., HARTLEY, C. & RHODES, A. S., Hypertrophied lenticels on the roots of Conifers and their relation to moisture and aeration (Journ. agric. research 1920/1921, **20**, 253).

Der Nachweis wird erbracht, daß an den Wurzeln sehr zahlreiche Koniferen (*Pinus ponderosa*, *P. Coulteri*, *P. silvestris*, *P. excelsa*, *Picea canadensis*, *P. pungens*, *Abies balsamea*, *Tsuga canadensis*, *Larix laricina*, *Taxus cuspidata*, *Araucaria Bidwellii* u. v. a.) unter den bekannten Bedingungen Lentizellenwucherungen entstehen (vgl. hierzu oben p. 52); die Verff. heben die Notwendigkeit reichlicher Sauerstoffversorgung hervor.

Wachstumsanomalien.

SEIDEL, K., Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Wurzelhaare (Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, **69**, 501): anomale Gestaltung der Wurzelhaarspitzen nach chemischer Reizung und nach Berührung mit Fremdkörpern.

Schutzholz.

SCHWERIN, Graf v., Abbild. eines Eisernen Kreuzes im Stammholz (Mitteil. d. dendrol. Ges. 1924, 456) betrifft *Fraxinus*, vgl. oben p. 147, Fig. 103.

Terata.

MAYEWSKI, P., Bau der Blüte, Morphol. Untersuchungen (Ges. d. Liebh. d. Naturw., Anthropol. u. Ethnogr. 1886, **46**). Wenig bekannte, auch von PENZIG (3. Aufl. 1921, **1**), nicht genannte russische Arbeit (leider ohne westeurop. Resumée), das viele Einzelheiten zur Anatomie der Terata (Enationen usw.) bringt. Vgl. p. 252, Anm. 6.

Transplantation.

Pfropfungen an Laubmoosen glückten N. ARNAUDOW (Üb. Transplantationen von Moosembryonen. Flora 1925, **118/119**, GÖBEL-Festschr., 17), welcher isolierte Embryonen von *Catharina undulata* und *Polytrichum formosum* in der Vaginula derselben Arten zur Entwicklung brachte, ja sogar Embryonen fremder Moosarten (*Mnium hornum*, *Dicranum scoparium*) auf *Catharina* als „Stiefmutterpflanze“ erfolgreich transplantierte.

Form der Gewebe.

Neue Beiträge zur Frage, wie die physiologischen Beziehungen der Gewebe zueinander durch ihre Form und Oberflächenentwicklung beeinflusst werden (s. KÜSTER 2. Aufl. und oben p. 252) bei F. O. BOWER, Size a factor in the morphol. of tissues (Flora 1925, **118/119**, GÖBEL-Festschr. 47).

Gewebezerrörungen.

Über die Zerreiung von Gefäen im normalen Gang der Entwicklung (s. o. Fig. 260) vgl. JOST, b. schlafende Knospen (Flora 1925, **118/119**, GBEL-Festschrift 289).

Hypoplasie.

Hypoplasie des Holzzuwachses, abnorm schmale Jahresringe, Rotholzbildung, „falsche“ Jahresringe usw., bei den in erheblichen Meereshhen sich entwickelnden Bumen beschreibt DNIKER, A., Biolog. Studien ber Baum- und Waldgrenze. Diss., Zrich 1923. Weiterhin Mitteilungen ber Sonnen- und Schattennadeln, Bau der Stomata bei diesen, Hypoplasie des Nadelmesophylls (Fehlen der Interzellularen usw.), des Transfusionsgewebes usw., Frostringe, Frostbeulen, Anatomie lokaler Blattfrostschden u. v. a.

Korrelationen.

Neue Beitrge zur Kenntnis der zwischen artfremden Symbionten bestehenden Korrelationen liefert BURGEFF mit seinen Untersuchungen ber den Parasitismus der *Parasitella* und des *Chaetocladium* auf Mukorineen (Unters. b. Sexualitt u. Parasitismus bei Mukorineen I, Botan. Abh., herausgeg. v. GOEBEL, H. 4, Jena 1924).

Metaplasie.

PFEIFFER, H., Beitr. z. Kenntn. entwicklungsmechan. metazytischer Potenzen der pflanzl. sekund. Rinde (Biolog. Zentralbl. 1925, **45**, 56).

Sach- und Namenregister.

Vorbemerkung: Die deutschen Tier- und Pflanzennamen — auch die deutschen Namen der Familien — sind in nachfolgendem Register nicht genannt; auch dann, wenn im Text die deutschen Namen von Klassen, Familien oder Gattungen genannt worden sind, wurden im Register nur die lateinischen angeführt. Die Speziesnamen sind fast nur bei Anführung tierischer Gallenerzeuger berücksichtigt worden.

- Abhängige Differenzierung** 416.
Abies, Gallen 203, 402; Harzgänge im Holz 239; heterotopische Harzbildung 248; Korrelationen 500; Lentizellenwucherungen 52, 535; Misteln 388 ff.; Pflöpfung 354; taube Samen 489 ff.; Wundholz 119 ff., 403.
Ablaktationen, Verwachsung 358.
abnorm, Definition 1.
Abwehrmaßnahmen der Wirtspflanzen 533;
Abutilon, Panaschierung 15, 16; Pflöpfung 428.
Acacia, Gummibildung 152 ff.; Intumescenzen 61, 66, 512; Regeneration 178.
Acer, Ergrauen 381; Erineum 196 ff., 217; Gallen 198, 218, 229, 310; Holzmasern 126; Lentizellenwucherungen 53; Panaschierung 9, 14, 17 ff., 24, 26 ff., 29 ff., 31, 35; Pilzinfektion 272; Riesenblätter 485; Entblätterung 485; Sonnen- und Schattenblätter 261.
Aceraceae, Thyllen 107.
Achatzeichnung panaschierter Blätter 15, 535.
Achillea, Panaschierung 25.
Achlya, Oogonien, Hypoplasie 267; Teilungsanomalien 335, 340.
Achsen, Panaschierung 32 ff.
Achyranthes, Entblätterung 485; Entgipfelung 486; isolierte Blätter 483; markbürtiges Wundholz 126.
Acorus, Füllung der Karinalhöhlen 112.
Adelges abietis 203, 402 ff.; fagi.
Adiantum, Panaschierung 23 ff.; submarginale Fransen 347.
Aecidium, Wirkung auf Wachstum 46; *Ae. Jacobsthalii* 463.
Aegeria uniformis 233.
Aërenchym, Ökologisches 505 ff.; Rindenwucherungen 58.
Aerides, Luftwurzeln 282; Regeneration 179.
Aeschynanthus, Korkbildung 140.
Aesculus, Auswachsen d. Epidermiszellen 110; Behaarung, bleibende 282; Entblätterung 484; Ergrauen 381; Etiollement 263; Hypoplasie 255, 263; Kallus 95; Knospenschuppen 512; Lentizellenwucherungen 92 ff.; Markstrahlen 432; Sonnen- und Schattenblätter 516; Zugfasern 481.
Äzidien, Gallen 266.
Agaricus, Fruchtkörper 401; Wundholz 239.
Agave, Blattzähne, binnenständige 348; Mechanomorphosen 424; Panaschierung 19, 24; Regeneration der Membran 157;
Ageratum, markbürtiges Wundholz 126.
Ailanthus, Zugfasern 481.
Ajuga, Panaschierung 15, 535.
Akarinen, Gallen 185.
Aktivitätshyperplasie 523 ff.
Albugo, Gallen 214, 267, 338.
Albinos, Histologie 44.
albinukleate Panaschierung 32.
albitunike Panaschierung 32.
Albomaculatio, Panaschierung 39.
Algae, Dekapitation 174; Etiollement 47; Gallen 186; Hypoplasie 284; Kallus 77; Verwachsung 352; Wachstumsanomalien 302 ff.; Zerfall 359.
Alicularia, Antheridien 458.
Alliaria, Hypoplasie nach Pflöpfung 281.
Allium, Epidermis 334; Gefäße 341; Veränderung 252.
Alnus, Erineum 217 ff., 196 ff.; Gallen 200, 213, 217; lazinierte Blätter 356; Malteserkreuz 147; Markflecke 89; Mechanomorphose 422; Zugfasern 481.
Alöe, Regeneration der Membran 157.
Alpenklima, Hypoplasie 262; Paravarianten 517.
Alpenpflanzen, Röntgenstrahlen 455.
Alter, Entfärbung 272; Interkostalfelder 248 ff.; Phloëmreifung 383; Reaktionsvermögen 414; Regeneration 414; Regeneration der Zelle 166; reversibel 414; Streckungswachstum 414; Thyllen 509;

- Wachstumsanomalien 307 ff.; Wundkorkbildung 143; Zellkern 375.
Amaryllis, Pollenschläuche 335.
Amanita, Verwachsung 352.
 Amitosen, 336, 376.
Ampelopsis, Kallus 99 ff.; Perldrüsen 68 ff.; 309; Thyllen 105.
Amygdaleen, Gummosis 150 ff.
 Amyloid, Mykorrhiza 164.
Anabaena, Gallen 186.
 Anacardiaceae, Thyllen 107.
Anadyomene, Regeneration der Membran 160, 162.
Anagallis, Hypokotyle, Regeneration 174.
Anasagallen 203.
Ananassa, Heterotopien 246.
Andricus albopunctatus 233; inflator 239, 489; *Malpighii* 233; *ostreus* 208; *punctatus* 238; *Sieboldi* 461; *testaceipes* 227.
Anemone, Hypoplasie der Armpalisaden 266; Pilzinfektion 46.
 Anherstiee, Gallen 225.
 anomal, Definition 1.
 Antheren, Gewebespaltung 362 ff.; Regeneration 179.
 Antipoden, Amitosen 336; anomales Wachstum 490.
 Antithamnion, Etiolement 47; Osmomorphosen 437.
 Antirrhinum, Blütenfarbe 274; Haare 399.
 Antheridien, anomale Formenmannigfaltigkeit 458.
Anthoceros, Chloroplasten 469.
 Anthozyan, Belichtung 442; Etiolement 42, 44, 273; Frost 442; Gallen 230 ff.; Hypoplasie 273; Infektion 442; Kallus 96; Leitbündel 470; Metaplasie 294; Nährstoffmangel 442; Nährstoffstauung 443; Panaschierung 15; Ringelung 442; Transpiration 443; Verwundung 442; Zuckerernährung 442.
Anthurium, Kristallschläuche 367; Stellung der Palisaden 454.
Aphelandra, Intumeszenzen 61.
 Aphidae, Gallen 185 ff., 268; Speichel 374 ff.
Apiomorpha cornifex 463.
 apochlorotische Algen, Hormone 475.
 Araceae, Füllung der Interzellularen 112; Panaschierung 18; Thyllen 107.
Aralia, Intumeszenzen 64.
 Araliaceae, Thyllen 107.
Araucaria, Lentizellenwucherungen 52, 535; Stäbe 372.
Arceuthobium, Gallen 241; Zytolyse 388.
Ardisia, bakterienfreie 501.
Aristolochia, anomale Tracheiden 441; Enationen 346 ff.; Thyllen 105 ff.
 Aristolochiaceae, Thyllen 107.
 arktisches Klima, Hypoplasie 262.
 Armpalisaden, Hypoplasie 266.
Arnoldia cerriis 223 ff.
Arrhenaterum, Panaschierung 36.
Artemisia, Rindenwucherungen 58.
 Artocarpaceae, Thyllen 107.
Artocarpus, Steinzellen 250; Thyllen 105.
Aruncus, Enationen 346 ff.
Arundo, Panaschierung 277.
Asarum, Schattenblätter 521; Thyllen 105.
 Aschengehalt, Geschwulstbildungen 491; Sonnen- und Schattenblätter 516.
 Asclepiadaceae, Bastfasern 304.
Aspergillus, heterotopische Farbstoffbildung 248; Riesenzellen 300; Säurewirkung 300.
Aspidiotus nerii 272.
Aspidistra, Panaschierung 24, 37.
Aspidium, Spreuschuppen 428.
 Assimilate, Verhältnis zu den Salzen 522.
 Assimilationsgewebe, Gallen 229, s. auch Mesophyll und Palisaden.
Aster, Etiolement 42.
Asterolecanium, Gallen 240 ff.
Astragalus, Tragant 153.
 asymmetrische Blätter, Panaschierung 29.
 Aszidien, Gewebespaltung 363.
 Atemhöhlen, thylloide Verstopfungen 109 ff., 141.
Atta, Pilz symbiose 298.
Aucuba, Panaschierung 14, 18.
Aulacidea hieracii 214, 233, 528.
Aulax minor, 206; *papaveris* 195, 452.
Aurigo, Intumeszenzen 64.
 Auslösung 415 ff.
Avena, Hypokotylwachstum 46.
Bacillus prodigiosus, Farbstoff 274; tumefaciens, s. *Bacterium*.
Bacterium Pasteurianum 285 ff.; tumefaciens, Gallen 96, 321 ff., 448.
Bactridium flavum 298.
 Bakterien, *Ardisia* 501; *Erythrina* 385, 387; Gallen 186 ff., 452; Holznekrose 385, 387; Involutionsformen 301; Verbreitung durch Transpirationsstrom 323; Wachstumsanomalien 301; Zytolyse 387.
Balanophora, Zellulosebalken 164.
 balanzierte Lösungen 444.
 Balken, s. *SANTOSCHE* Balken.
 Balsamfluß nach Verwundung 155 ff.
Bambusa, Stomata 277.
Banisteria, Gallen 189 ff., 223.
Basidiobolus, Riesenzellen 339; Teilungsanomalien 325.
 Bastarde, giftige Stoffwechselprodukte 443.
 Bastfasern, Degeneration 371; gegabelte 303; Kappenbildung 159, 168; Nekrose 385; Umhüllung von Wundkork 139; Verflüssigung 157; Wachstumsanomalien 303 ff.; Zytolyse 390.
 Bäume, Verwachsungen 359; zweibeinige 359.
 Bedeguar, s. *Rhodites rosae*.
 Befestigungswurzeln 526.

- Begonia, Atemhöhlen 110 ff.; Blattsteckling 174; Panaschierung 15; Pfropfung 353; Regeneration 399; Silberfleck 365; Stellung der Palisaden 454; Symmetrie der Blüte 463; kammartige Wucherungen 347; Wundkork 140.
 Berberis, laziniata Blätter 463.
 Bernsteinbäume 71, 107.
 Beta, Anthozyan 273; Etiolement 273; Gallen 317 ff., 366; Gefäßzerreißung 431; Homöoplasien 345 ff.; Kallus 92; Kropf 318 ff.; Knäuel 425; Panaschierung 25; Riesenzellen in Gallen 301, 338; Transplantation 353 ff., 357 ff.; Wundkork 143.
 Betula, Ergrauen 381; Erineum 196, 217; Gallenholz 349; Markflecke 89; Panaschierung 24; Schutzholz 146; Wisaholz 153; Zugfasern 481.
 Beutelgallen 198 ff.; Haare 219; Mündungswall 200.
 Bewegungsgewebe, Gallen 234.
 Bidens, Lentizellenwucherungen 50.
 Bignonia, Thyllen 105.
 Bignoniaceae, Thyllen 103, 107.
 Billbergia, Panaschierung 16.
 Biorrhiza aptera 192; renum 213; pallida 207, 230, 359.
 Blatt, Ergrauen 381 ff.; Gummosis 151; Isolierung 482 ff.; Kallus 80; Leitbündelmäuschen, Beziehungen zum Alter 248 ff.; Regeneration 173; Ringelung 483; Stecklinge 174, 482 ff.; Wundkork 135.
 Blätter, mattgrüne 262; zweispitzige 252, 467 ff.
 Blattknoten 106, 171.
 Blattnarben, hyperhydrische Gewebe 74; Thyllen 106.
 Blattstellung, dekussierte, Panaschierung 22.
 Blattfaltungsgallen 197.
 Blattrand, Erineum 196.
 Blattrollungsgallen 197.
 Blattstiele, Achsenstruktur 496.
 Blechnum, Regeneration der Membran 159.
 Blepharoplasten, Degeneration 376.
 Blüten, Alpenklima 517; Anthozyan 273 ff.; Etiolement 42, 48; Gallen 242; Hypoplasie der Gewebe 281; Intumescenzen 66; Stomata 382; Symmetrie 463.
 Blütenblätter, Ablösung 360.
 Blütenstiele, Dickenwachstum 478.
 Boehmeria, hyperhydrische Gewebe 74; Lentizellenwucherungen 54.
 Bolbophyllum, Kallus 80.
 Boletus, Regeneration 183; Verwachsung 352.
 Boraginaceae, Haare 273.
 Borke, vorzeitige Bildung 250.
 Botrydium, Regeneration der Membran 160.
 Botrytis, Heterotopie 248.
 Boussingaultia, Xylemnekrose 383; Sproßknollen 528.
 Brachycome, Anthozyan 275.
 Brachyoxylon, Wundholz 404.
 Brasenia, Kallus 80.
 Brassica, anormale Kambien 459; Aschengehalt 491; Dekapitation 486; Entblätterung 484; Gallen 236, 370, 376; Kallus 95 ff., 511; Kallusbildungen, lokale 446 ff.; Kambium im Mark 126; Kern in Plasmodiophorazellen 315; Ligninreaktion nach Trauma 150; Panaschierung 10, 25, 31, 270; Platzen der Knollen 361; Regeneration der Gewebe 176 ff.; Rüben, Verwachsung 353; Spikulzellen 303, 305; Stärke und Eiweiß 491.
 Brennhaare, Degeneration 371; Regeneration der Membran 159, 160 ff., 163, 166.
 Bromeliaceae, Gummi 153; thylloider Verschluss der Stomata 111.
 Broussaisia, Gallen 214.
 Bryonia, Korrelationen 455; Regeneration der Membran 159.
 Bryophyta, bivalente Individuen 337; Gallen 186; Gigasformen 465 ff.; Hypoplasie 283; Hypoplasie der Blätter 468; Hypoplasie des Sporogons 461; Polyploidie 466 ff.; Reduktionsteilung 466; Transplantation von Embryonen 535; zweispitzige Blätter 467 ff.
 Bryopsis, Degeneration 371; Regeneration der Membran 160, 163; schraubiges Wachstum 301.
 Bryum, bivalente Zellen 465; Hypoplasie 283; Sporogon 460.
 Buxus, Frostblasen 83; Kallus 83; Lentizellenwucherung 52; Panaschierung 31, 42 ff.
 Cactaceae, Atemhöhlen 110; Korkbildungen 141; Mistel 533; Pfropfungen 353, 357, 359, 472; Schleimbildung 153; Wundkork 138, 144.
 Caeoma, Hexenbesen 242.
 Caladium, Panaschierung 15, 17.
 Calla, Stomata 277.
 Callisia, Kristalle 293.
 Callithamnion, Etiolement 47.
 Caltha, Regeneration der Membran 159; Verbänderung 252.
 Camellia, Atemhöhlen 110; Intumescenzen 64; Kallus 94; Korkbildung 140; Ligninreaktion der Stomata 149.
 Canavallia, Gallen 240.
 Canna, mattgrüne Varietäten 262; Thyllen 102.
 Cannabis, Bastfasern 303 ff.; Mechanomorphosen 430.
 Capsella, Gallen 37, 213, 338.
 Capsicum, Gekrösezellen 459.
 Caragana, hyperhydrische Gewebe 75; Trauerformen 527; Wundholz 117.
 Cardamine, submerse 518 ff., 525 ff.
 Carduus, Blütenfarbe 274.

- Carpinus, Gallen 198 ff.; Spannrückigkeit 264.
 Carteria, Symbiose 379.
 Caryococcus 376.
 Cassia, Intumescenzen 62, 63, 512.
 Castanea, Blattnervatur 248; Kropf 340; Lentizellenwucherungen 52; Malteserkreuz 147; Mechanomorphosen 422; Rindenknollen 131; Zwergblätter 260.
 Catalpa, Kallus 79, 91; Lentizellenwucherungen 52 ff.; Trennungsgewebe 73 ff.
 Catha, Verschuß der Stomata 111.
 Catharinea, Transplantation von Moosembryonen 535.
 Cattleya, Intumescenzen 64; Kallus 80 ff., 91.
 Caulerpa, fraktionierte Wundheilung 167 ff.; lokale Tötung 161 ff.; Protoplasma 408; Regeneration der Membran 160, 161; Vernarbungsmembran 162.
 Caulotretus, Dilatationsgewebe 93 ff.
 Cedrus, Lentizellenwucherungen 52.
 Centaurea, Panaschierung 25.
 Cephalotus, Verstopfung der Hydathoden 111.
 Ceratium, Wachstumsanomalien 302 ff.; Wundheilung 160 ff.
 Ceratophyllum, Etiolement 42 ff.
 Ceratopteris, Regeneration der Membran 159.
 Cereus, Pfropfung 389.
 Ceutorhynchus atomus 207; sulcicollis, 236.
 Chagualgummi, Entstehung 153.
 Chaetocladium, Parasitismus 536; Zellfusion 366.
 Chaetophora, Regeneration der Membran 158.
 Chamaecyparis, Panaschierung 21, 23 ff.
 Chara, Amitosen 336.
 Cheiranthus, Etiolement 48.
 chemische Kräfte, gestaltende Wirkungen 441 ff.
 chemische Theorie der Zeidogenese 450.
 Chemomorphosen 441 ff.
 Chemotropismus der Zellen 427.
 Chenopodium, Zellfusion 365.
 chinesische Galläpfel 199.
 Chloralisierung, Teilungsanomalien 326, 329 ff., 337.
 Chlorita 387.
 Chlornatrium, Wirkung auf Chlorophyll 292.
 Chlorophyll, Gallen 191; Halophyten 520; Sonnen- und Schattenblätter 515; Wirkung von Cusalten und NaCl 292.
 Chloroplasten, Etiolement 40; Hypoplasie 269 ff.; metaplastische Veränderungen 290; Stoffwechselprodukte 469; verzweigte 316; Verteilung bei Teilungsanomalien 328.
 chloroplastenfreie Zellen nach Teilungsanomalien 328 ff.
 Chlorose 271, 443.
 Chlorothecium, Wachstumsanomalien 302.
 Chorismen, Trennungsgewebe 75.
 Chromatin, Schwund 376.
 Chromatophoren, Degeneration 477 ff.; Entfärbung 377; hypertrophierte Zellen 315; Kontraktion 378; Metamorphose 271, 290, 377 ff., 487; partielle Degeneration 379; Schwund 377; Teilungsanomalien 337; Verdunkelung 378; Zerfall 378.
 Chromatophoren-Plasmarelation 468 ff.; Spirogyra 469; Moose 469; höhere Pflanzen 469.
 Chromoplasten, Hypoplasie 271.
 Chromosomen, Pollen 468.
 Chrysanthemum, Bakteriengallen 321 ff.; mattgrüne Varietäten 262.
 Chytridium, Wirtszellen 286.
 Cibotium 105.
 Cineraria, Gefäßgummi 147.
 Cinnamomum, Gallen 338; Trennungsgewebe 74.
 Circaea, Riesenzellen in Gallen 338; Verschuß der Stomata 111.
 Cirsium, Panaschierung 25.
 Cissus, Perldrüsen 68.
 Citrus, Flavedo, Heterotopie 247; Gummi- fluß 152; Korkbildung 141; Pfpfropfung 497; Regeneration 179; Schildläuse 272.
 Cladonia, Frostgallen 348.
 Cladophora, Mukosa 157; Polarität 400 ff.; Regeneration der Membran 157, 158; Teilungsanomalien 326; Wachstumsanomalien 300.
 Cladostephus, Riesenzellen 286.
 Clerodendron, Lentizellenwucherungen 53; Rindenwucherungen 58.
 Clitocybe, Verwachsung 352.
 Clivia, Wundkork 135.
 Closterium, Regeneration der Membran 159; unvollkommene Teilung 286.
 Coccidae, Gallen 185, 207, 228.
 Coccinia, Thyllen 104.
 Coccus, Lackgallen 155.
 Cochlearia, Regeneration 174.
 Codiaum, Panaschierung 15.
 Codium, Hypoplasie 284 ff.; Regeneration der Membran 160.
 Coix, Panaschierung 13.
 Colchicum, Gewebespaltung 362 ff.; Panaschierung 24; Vergrünung 362 ff.
 Coleoptera, Gallen 185.
 Coleus, inäquale Teilungen 331 ff., 409 ff.; Haare, Teilungsanomalien 333; markbürtiges Wundholz 126; Panaschierung 13, 37; Riesenzellen in Gallen 338; Trennungsgewebe 74; Wundreaktion der Haare 134; zweispitzige Blätter 252.
 Collybia, Verwachsung 352.
 Commelina, Gallen 233.
 Compositae, Gallen 186.
 Conferva, Regeneration der Membran 158 ff.

- Coniferae, Anthozyanbildung nach Trauma 294; Etiolement 48; Gallen 186; Gallenholz 238; Harzgänge 239; Harzfluß 153 ff.; Hyponastie 264; Hypoplasie 255; Keimlinge, Etiolement 271; Lentizellenwucherungen 535; Malteserkreuz 147; Thyllen 105; s. auch Abies, Adelges, Larix, Picea, Pinus usw.
 Conocephalus, Ersatzhydathoden 446. 510 ff.
 Conostegia, Adventivblätter 348.
 Convolvuta, Symbiose 379.
 Convolvulus, Panaschierung 13.
 Copium teucris 208, 214.
 Coprinus, Etiolement 47; Regeneration 183; Verwachsung 352.
 Coprosma, Panaschierung 28.
 cordoni endocellulari, Vitis 373.
 Cornus, Gallen 202, 223; Panaschierung 19, 31, 36; Ringelung 488.
 Coronilla, Gallen 198.
 Corylus, Etiolement 42; Lentizellenwucherungen 52; Kallus 96; lazinierte Blätter 402, 462 ff.; Markflecke 89; Mechanomorphosen 432; Parasitismus 500; Samen in Juglansfrucht 262; Wirkung der Belastung 345.
 Cosmarium, Regeneration der Membran 159; Zygosporien, Hypoplasie 444.
 Cotyledon, Warzen 347.
 Crataegus, Gallen 197, 247; Hypoplasie der Verholzung 267 ff.; Lentizellenwucherungen 52; Markflecke 89; Mistel 500; Panaschierung 279.
 Croton, Panaschierung 15.
 Cryptomeria, Markstrahlen 295; Ringelung 488.
 Cucumis, Kallus 97 ff.; Kollenchym 429; Riesenzellen in Gallen 338.
 Cucurbita, Entgipfelung 487; Ergrünen der Wurzeln 291; Fruchtstiel 345; Korkbildung 141; Regeneration der Membran 159; Schließzellen 342; Thyllen 102 ff.; Cucurbitaceae, Gefäßdurchbrechung 269; Hypoplasie 97 ff., 269; Kallus 85; Thyllen 104 ff., 106 ff.
 Cunninghamia, Markstrahlen 403.
 Cupressus, Lentizellenwucherungen 52.
 Cupuliferae, Thyllen 107; siehe auch Fagus, Quercus.
 Cuscuta, Gallen 186.
 Cuspidaria, Thyllen 105.
 Cyanophyceae, Gallen 186.
 Cyanotis, Hypoplasie 259.
 Cyathea, Schleimkrankheit 153.
 Cyatheaceae, Staubgrüßchen 52.
 Cycadaceae, Gallen 186.
 Cyclamen, Knollenpflöpfung 353; thylloide Verstopfung der Hydathoden 109.
 Cydonia, Kallus 91; Knäuel 425; Pflöpfung 357 ff.; Wundholz 123 ff.
 Cymbidium, Intumeszenzen 66; Netzfaserzellen 295.
 Cynips calicis 222; caput medusae 463; Hartigii 403, 463; Kollari 227, 229; Mayri 222.
 Cyperus, Füllung der Interzellularen 112; Panaschierung 21.
 Cypripedium, Intumeszenzen 64.
 Cytisus, Epidermisnekrose 383; Gewebekorrelationen 499; Intumeszenzen 67; Kork 252 ff., 295; Lederkork 295; Panaschierung 16; Wundkork 138.
 Dahlia, anomale Organverbindung 527; Etiolement 43; Panaschierung 37; Pflöpfung 353.
 Dammara, Korkbildung 140.
 Dasya, Etiolement 47; Furchung 341; Zerfall 360.
 Dasyneura sisymbrii 203.
 Datura, Intumeszenzen 64.
 Daucus, Ergrünen der Wurzel 291; Kallus 446 ff.; Pflöpfung 353; Riesenzellen in Gallen 338; Spaltung der Wurzeln 361; Wundhaare 96; Wurzel, Regeneration 181.
 Dauergewebe, Hyperplasie 342.
 Defäkation, Spirogyra 379.
 Degeneration 367 ff.; Bastarde 368; Chromatophoren 377, 379; Embryosäcke 368; fettige 370, 377; Geschlecht 368; Glykogen 370; Haare 368; hydropische 380; Kernüberschuß 369; körnige 370, 376; Membran 371; Obliterieren 368; partielle 378; pathologische Gewebe 363; Schließzellen 368; vakuolige 369, 375 ff., 377; Zellkern 375 ff., 379; zellulose 370; Zytoplasma 369 ff., 378.
 Dehizensz, Gallen 216, 223.
 Dekapitation, Faserrichtung 492; Helianthus 361 ff.; Schließzellenkamine 361 ff.; Hyperplasie 425; Knäuelbildung 428; kompensatorisches Wachstum 485 ff.; Parenchymbildung 349; Tumorenbildung 323; Wirkung auf Faser Verlauf 122; Zellformen 401.
 Demarkationslinie, nach Pflöpfung 358, 430.
 Dematium, Teilung bei hoher Temperatur 326.
 Derbesia, Regeneration der Membran 160, 163.
 Desmidiaceae, Bastarde 257; Hypoplasie 257; Regeneration der Membran 159.
 Desmidium, Regeneration der Membran 159.
 Desorganisation, s. Degeneration.
 Determinationsfaktoren 415 ff., 421 ff.
 Diatomaceae, apochlorotische 271; Regeneration der Membran 159; Wachstumsanomalien 302.
 Dickenwachstum, Gallen 489; Giftwirkungen 489; Hemmung 260; kompensatorisches 488; Parasiten 489.
 Dicranum, Transplantation von Embryonen 535.

- Dictyostelium, Hypoplasie 275.
 Dieffenbachia, Panaschierung 15;
 Schleimkugeln 95.
 Digitalis, Blütenfarbe 274.
 Dikotyledonen, Regeneration der Membran 159.
 Dilatationsgewebe, Caulotretus 93 ff.
 Dioscorea, Etiollement 44.
 Diptera, Gallen 185 ff.
 Doodya, Spermatozoen, Teilungsanomalien 343.
 dorsiventrale Gallen 194.
 Draba, Gallen 210 ff.
 Dracaena, Zebra-Panaschierung 12, 16.
 Drehwuchs, Etiollement 44; Verwundung Syringa 123.
 Drosera, Tentakeln 246.
 Druckholz 479.
 Drüsenhaare, Gallen 214; Intumescenzen 66.
 Drymoglossum, Wurzelhaare 159.
 Drymophloeus, Haare 428.
 Dryophanta disticha 226, 463; divisa 226; folii 211, 213, 223, 230; longiventris 208, 226, 295.
 Düngung, Wirkung auf Verholzung 326.
 Dumortiera, Hypoplasie 288.
Ebenaceae, Thyllen 107.
 Echeveria, Regeneration der Wachsschicht 157.
 Echinocactus, Pfropfung 389; Wundkork 138.
 Eichhornia, Chloroplasten 378.
 Eis, Spaltung der Gewebe 364.
 Eisen, Chlorose 443; Wirkung auf Chloroplasten 270.
 Eisernes Kreuz, s. Malteserkreuz.
 Eiweiß, Anhäufung 491; metaplastische Anhäufung 292 ff.
 Elaeagnus, Panaschierung 20, 31; Wurzelknöllchen 75.
 elektrische Entladungen, Wirkungen auf Wachstum 46.
 elektrische Kräfte, Wirkung auf Pflanzengewebe 455.
 Elsinö 240.
 Embryonen, höhere Pflanzen, Kultur 494; Moose, Transplantationen 535.
 Embryosack, Heterotopien 246 ff.
 Enationen 346 ff., 535.
 Endodermis, Etiollement 44; hypogäischer Pflanzen 523; Regeneration 180.
 endogene Bildungen, Gewebezerreißen 364.
 Endophyllum, Gallen 46, 282.
 Entblätterung 483; Aesculus 282; Haarbildung 403; Wirkung auf Blütenfarbe 274.
 Entblütung 486.
 Entgipfelung, s. Dekapitation.
 Enthaubung der Moose 489.
 Entholzung, Xylem 308.
 Entomozevidien 185.
 Entwicklungsmechanik 405 ff.
 Enzymsubstrate der Gallen 450.
 Epidendron, Netzfaserzellen 295.
 Epidermis, Bildung von Vegetationspunkten 174; Etiollement 40 ff.; Ergrünen 291; Erineum 197 ff.; Gallen 207 ff., 188 ff.; Hypoplasie 275 ff.; Nekrose 383; Regeneration 170, 177; stoffspeichernd 228; Verschleimung 278; Wundkork 137; Zellengröße 258 ff.
 Epiphyllum, Pfropfbastard 498; -Körper 498.
 Epilobium, Aërenchym 506; Gallen 233; Intumescenzen 62, 63, 72; Rindenwucherungen 57.
 Epitrimerus trilobus 361 ff.
 Epitrophie 478.
 Equisetum, Etiollement 48; Füllung der Karinalhöhlen 112.
 Eranthis, Kranztypus 431.
 Ergrauen, Blätter 381 ff.
 Ergrünen, metaplastisches 290 ff., 475; Epidermis 291; Kotyledonen 290; Pollenschläuche 292; Spermatozoen 292; Wurzeln 291.
 Erica, Gallen 194.
 Erigeron, Nanismus 263 ff.
 Erineum 217 ff.; Ätiologie 451; Anthozyanbildung 294; axillare 198; clandestinum 197; Degeneration der Zellkerne 379; Gallen 195 ff.; Hypoplasie des Mesophylls 490; Membran 315; Polarität der Zelle 411 ff.; populinum 207; Zellenform 299; Zellengröße 309.
 Eriophyes brevitaris 219; diversipunctatus 201 ff., 355; Doctersi 338; fraxini 347; fraxinicola 200, 355; goniothorax 197; hippophaëns 215; laevis 200; macrochelus 197; macrorrhynchus 198, 229; macrotrichus 198 ff.; Nalepai 198; obiones 338; padi 361; pini 230; similis 200, 205 ff., 220, 361, 413; tetratrichus 199; tiliae 199, 340, 410, 411, 451; tiliae, Intumescenz auf Gallen 71; tristriatus 197, 214, 234; vitis 338.
 Eriophyidae, Gallen 185, 195 ff.
 Ernährungswurzeln 526.
 Erodium, Gallen 215 ff.
 Ersatzhydathoden 510 ff.
 Ersatzpneumathoden 510 ff.
 Eryngium, Verschluss der Stomata 111.
 Erysiphe, Haustorien 164.
 Erythrina, Wurzelnekrose 385, 387.
 Etiollement, Anthozyan 42, 44, 273; Belichtung, Wirkung auf etiollierte Pflanzen 42, 46; Blütenorgane 48; Chromatophoren 271; Drehwuchs 44; Eiweißgehalt 42; Endodermis 44; Farbe 44 ff.; Haare 41, 43; Hepaticae 283; Hunger, Etiollement 45; Hypoplasie 40 ff., 44 ff., 283; Koniferen 48; Kristalle 272; Mark 43; Moose 48; Ökologie 504 ff.; partielles 44; Pollen 44, 465; Prothallien 48; Rinde 43; Stomata 46, 277; Thallo-

- phyten 47; vollständiges 44; Zellen-
größe 42, 259; Zellinhalt 42.
- Euastrum, Hypoplasie 257; Regeneration
der Membran 159.
- Eucalyptus 230; Intumeszenzen 61, 63;
Jugendform 454; Kallus 88; Korkbildung
140; markständiges Phloëm 496; Pali-
sadenbildung 454; Regeneration 178.
- Euglena, Chloroplasten 377 ff.; chromato-
phorenfreie 328; Degeneration des Zell-
kerns 376; farblose 271.
- Eulalia, Panaschierung 11 ff.
- Eupatorium, Lentizellenwucherungen 50.
- Euphorbia, Exzentrität 476; Gallen
232; Mesophyllquotient 313; Milch-
röhren 163; Pilzgallen 282; Tracheiden
424; Uromycesgalle 313.
- Euphorbiaceae, Thyllen 107.
- Eupteryx 382.
- Eurhynchium, Rhizoide 424.
- Euzezidien 531.
- Evetria, Gallen 155.
- Evonymus, Abtrennung der Kutinschicht
365; Aphidenstiche 375; Bleiglanz 365;
Panaschierung 19, 28 ff.; Lentizellen-
wucherungen 52; thylloider Verschluss
der Stomata 111; Wundholz im Mark
126.
- Exoascus betulinus 349; Gallen 200,
214; Hexenbesen 241; pruni 281.
- Exobasidium, Gallen 193, 268.
- Explantation 494.
- exzentrisches Dickenwachstum
476 ff.
- F**agus, Erineum 196, 217; falscher Kern
146; Gallen 238; s. auch Mikiola und
Oligotrophus annulipes; Hypoplasie
261 ff.; Sonnen- und Schattenblätter 261 ff.;
Kallus 96; lazinierte Blätter 356; Pana-
schierung 24; Rindenknollen 129 ff.;
Sonnen- und Schattenblätter und -Zweige
514 ff.; Wellenholz 423; Zugfasern 481;
Zwergblätter 260.
- faisceaux d'irrigation 233.
- fakultative Gallen 531.
- Farfugium 15; Panaschierung 31, 36.
- Fasern, Entblätterung 484.
- Faserverlauf, nach Pfropfung 357.
- Fasziation 251 ff.; s. auch Verbände-
rung.
- Fenstergalle 310.
- fettige Degeneration 370.
- Feuchtigkeit der Luft, Kallus 98;
s. auch hyperhydrische Gewebe.
- fibres de tension 481.
- Ficus, Exzentrität 477; Gummosis 154;
Hypoplasie 258; Intumeszenzen 62 ff.,
72; Kallus 96; Lentizellenwucherungen
53; Lithozysten, Heterotopie 247, 343;
Milchröhren 163; Panaschierung 25, 27,
29, 31; Regeneration 178; Thyllen 105;
Zystolithen 273.
- Filicinae, Panaschierung 23.
- Filtration in Pflanzengewebe
471.
- Filzgallen 195 ff.
- Flechten, s. Lichenes.
- Fleckenpanaschierung 14 ff., 535.
- Folgeform, Paravariante 522.
- Form der Gewebe 252, 535.
- Fragaria, Gallen 199.
- Fraxinus, Gallen 200, 205 ff., 209, 347,
355; Malteserkreuz 535; Panaschierung
14, 16, 19, 33; Schutzholz 535; Sonnen-
und Schattenblätter 261; Wurzeln, Me-
chanomorphosen 433 ff.; Zugfasern 481.
- freie Gallen 191 ff., Haare 221.
- Fremddienlichkeit 530.
- Fremdkörper in Zellen 373 ff.
- Fritillaria, Panaschierung 19.
- Frostbeulen 536.
- Frostblasen, Spaltung der Gewebe 364.
- Frostgallen, Cladonia 348.
- Frostlaubfall 364.
- Frostleisten, Wundholz 132.
- Frostringe 536.
- Früchte, Anthozyan 273 ff.; Etiolement
48; Gallen 213; Gummosis 151; Hypo-
plasie der Gewebe 281; Korkflecke 141.
- Fruchtsiiele, Dickenwachstum 478.
- Frühtreiben, Wundhormone 474 ff.
- fruits sans fleurs 246.
- Fuchsia, Gewebespaltung 363; Kallus 96;
Mechanomorphosen 423; Panaschierung
31; Symmetrie der Blüte 463.
- Fucus, anomale Keimung 460; Regene-
ration 174; Verwachsung 352.
- Funaria, bivalente Zellen 465; Chloro-
plasten 378; Enthaubung 489; Hunger-
Etiolement 46; kernloses Plasma 165;
Reduktionsteilung 337; Regeneration der
Membran 158 ff., 162; Trennungszellen
382.
- Fungi, Gallen 186; Hypoplasie 284; Ver-
wachsung 352.
- Funkia, Panaschierung 19 ff., 31, 36;
Wundkork 142.
- funktionelle Anpassung 523 ff.
- Funktionsänderungen, qualitative,
quantitative 527.
- funktionslose Strukturen 503.
- Furchung, 340 ff., Richtung 341 ff;
Wundkork 133.
- Futterhaare, Zerfall 360.
- G**alanthus, Pollenschlauch 166.
- Gallen 184 ff.; achsenähnliche 461; Ana-
nasg. 203; Anthozyan 231; Assimila-
tionsgewebe 229; Beuteltg. 198; Be-
wegungsgewebe 224 ff., 234; Blattfal-
tungen 197 ff.; Chemomorphosen 448 ff.,
491; Dehiszenz 224 ff., 364; Definition
184; dorsiventrale 194; Drüsen 231;
Entwicklungsgeschichte 188 ff., 195 ff.;
Epidermis 207; Erineum s. d.; Er-
zeuger 185; Enzymsubstrate 450; fa-
kultative 531; Fernwirkungen 451;

- Filzg. 195, s. auch Erineum; Form 195 ff.; freie 191, 207, 221; Fremddienlichkeit 530; gegliederte 463; Gewebespalung 360 ff.; Gewebedifferenzierung 191; Grundgewebe 222 ff.; Haare 214 ff.; Haarg. 195, s. auch Erineum; histioide 186, 206 ff.; Holz 236; Hypoplasie 255; Hypoplasie der Nachbarschaft 490; Intumeszenzen 71 ff.; kataplasmatische 187; kompensatorisches Wachstum 488 ff.; Kork 240; Krebsg. 200; Kristalle 230; künstliche 452 ff.; Leitbündel 231, 281, 528; Lentizellen 240; Lysenchym 204; Markg. 202; Markstrahlen 237; mechanische Gewebe 222; Mechanomorphosen 424; Meristeme 239; Ökologie 529 ff., 533; organoide 186, 240 ff.; Panaschierung 229; Pleomorphismus 205, 413; prosoplasmatische 187, 449 ff.; Riesenzellen 338 ff.; radiäre 194; Rindengewebe 240; Schütte 529; Schließzellen 211, 382; Sekretorgane 230; sekundäre Gewebe 234; Speichergewebe 228; Steinzellen 401; Sternparenchym 229; Symmetrieverhältnisse 460; Umwallungsg. 201; umgeschlossene 191; Verlagerung der Zellen 498; verirrte 413; Verwachsung 354 ff.; Wirte 186, 500; Wundkork 240; Zellenarten 393 ff.; Zellenteilung 189 ff.; Zellfusion 365.
- Gallenerzeuger 105.
 Gallenholz 236 ff.; Knäuel 426 ff.
 Gallenwirte 186; Kristalle 272.
 Gallplastem 189.
 geaderte Panaschierung 13 ff.
 Gefäße, Durchbrechungen nach Mistelinfektion 388; Furchung 340; Größe 257, 259 ff.; Hypoplasie 269; Kernholz 146 ff.; querlaufende 123 ff.; Stäbe 372 ff.; Thyllen 101 ff.; Umhüllung von Wundkork 139; Verflüssigung 151; Wundholz 118 ff.; Zerreißen 431, 535.
 Gefäßbündel, s. Leitbündel.
 Gekrösezellen, Paprika 459.
 Gelbsprenkelung, Intumeszenzen 64.
 Geotropismus, 476 ff.
 Gerbstoff, Entblätterung 484; Etiollement 42.
 Geschwülste, „echte“ 318 ff.
 Gesneriaceae, Regeneration 173.
 Geum, Erineum 196.
 Gewebe, Regeneration 168 ff.
 Gewebedifferenzierung in pathologischen Geweben 344.
 Gewebespannungen, Etiollement 44; Zerreißen 361.
 Gewebeverbindung, anomale 495 ff.
 Gigasformen, Kernplasmarelation 465; Moose 465; Oenothera 467; Solanum 331; Spirogyra 465; Zellen bei Pisum 465.
 Ginkgo, Hypoplasie 255; Rindenwucherungen 57, 60; Verfärbung, herbstliche 271; Wundkork 139.
- Glechoma, Ergrauen 381; Gallen 360; Hypoplasie 255; Panaschierung 19, 28, 31, 35, 38.
 gleitendes Wachstum 316 ff.
 Glykogen, Degeneration 370.
 Goldfussia, Lentizellenwucherungen 54.
 gommose bacillaire 153.
 Gomphonema, Hypoplasie 267.
 Grewia, Gallen 187.
 Griffithia, Verwachsungen 352.
 Grundgewebe, Kallus 80; Gallen 188 ff. 222; Wundkork 137; Zellengröße 258.
 Gürtelung nach parasitärer Infektion 489.
 Gummi, Bildung nach Trauma 144.
 Gummi arabicum 153.
 Gummibildung, Nekrose 386; s. auch Gummosis.
 Gummifluß 150 ff.
 Gummigänge, Kallus 96.
 Gummosis 150 ff.; Riesenzellen 339.
 Gunnera, Wundkork fehlt 141.
 Guttation, Intumeszenzen 68.
 Guzmanina, Gummi 153.
 Gymnogramme, Prothallium, Regeneration der Membran 159.
 gymnokarpe Pilze, Verwachsung 352.
 Gymnosporangium 236 ff.
 Gypsonoma aceriana, Gallen 182, 235.
 Gypsophila, Wundkork 139.
- Haare**, abnorme Form 399; Boraginazeen 273; Degeneration 371; Durchwachsung 169; Entblätterung 403; Etiollement 40 ff., 43; Füllmasse 371; Gallen 214 ff.; Hypoplasie 262, 273, 278 ff.; Kallus 82 ff.; Kappenbildung 168; kompensatorisches Wachstum 488; Mannigfaltigkeit der anomalen Formen 458; Membran 159 ff., 160 ff., 163, 166; Nekrose 143; Plasmaeinkapselung 165; Regeneration 169 ff.; Regeneration der Zellteilungen 134; Samenanlagen 214; schiefe Teilungen 341; Teilungsanomalien 333 ff.; Thyllen 105; Veränderung der Stummel 158.
 Haargallen 195 ff.; s. auch Erineum.
 Hagelwunden, Regeneration 177.
 Hakea, Atemhöhlenverschluß 111.
 Halichondria 285.
 Halimeda, Regeneration der Membran 160.
 halophile Gewebe 438.
 Halophyten, Haare 280, Paravarianten 520.
 Hamamelis, Antheren, Regeneration 179; Thyllen 102.
 Haptogenmembranen 163, 164.
 Harmandia, Intumeszenzen auf Gallen 71; globuli 223.
 Harze, Bildung nach Trauma 144; Ökologie 509.
 Harzfluß, Ätiologie 154; Histologie 155.
 Harzgalle 155.
 Harzgänge, Heterotopie 248; Infektion 239; Kallusfüllung 137; Thyllen 108 ff.; Wundholz 154.

- Haustorien, Membranbildung des Wirtes 164.
Hautgewebe, Kallus 94, s. auch Epidermis, Kork.
Hedera, Entblätterung 485; Gallen 24, 240; Intumescenzen 64; isolierte Blätter 483, 497; Panaschierung 19; Verbänderung der Wurzeln 251.
Helianthus, Dekapitation 349, 361 ff., 428, 486 ff.; Entblätterung 483; Etiollement 42; Gallen 488; Gefäßgummi 147; Infloreszenzen, Kallus 181; Kochsalzwirkung 439; mechanischer Zug 432; Pflöpfung 353; Schließzellen 361 ff.; Heliotrophismus, 476 ff.
Helleborus, Einfluß des mechanischen Zuges 432.
Helodea, Membranlösung 387; Regeneration der Membran 159, 162; Teilungsanomalien 333 ff.
Hemerocallis, Degeneration 371.
Hemmungsbildungen, 256, 406; s. auch Hypoplasie.
Henkelbäume 359.
Hepaticae, Rhizoide 400, s. Lunularia, Marchantia, Riccia.
Heterodera, Gallen 185, 310, 314 ff., 338, 366.
Heterochronie 249.
heteroplasmatische Gewebe 345 ff.
Heterotopien 246 ff.; Haare 399; Prothallien 400; Rotholz 480.
Heterozysten, Ergrünen 292.
Hevea, Masern 131; Panaschierung 25.
Hexenbesen, Histologisches 24; Origantum 387.
Hibiscus, Intumescenzen 64 ff., 70, 72, 139; Panaschierung 29; Stäbe 372; Wundkork 139.
Hieracium, Gallen 214, 233, 528; Regeneration 182.
Hippophaë, Gallen 215; Stäbe 372.
Hippuris, Kallus 80, 96.
histioide Gallen 186 ff.
Histogenese, anomale 245 ff.; Korrelationen 464, 470 ff.
Hoffmannia, Intumescenzen 65; Panaschierung 26.
Hoftüpfel, Schließhautresorption 389.
Holz, Einfluß der N-Ernährung 445; Festigkeit 269; Gummiosis 151; Kallus 88; Luftgehalt 147; Tragant 153; unvollkommene Verholzung 267; Zellengröße 200; Zugfasern 481, s. auch Xylem.
Holzfasern, Größe 257, 260; Verflüssigung 151; Wundholz 118 ff.
Holzparenchym, Gallen 238; Kallus 90; Wundholz 118 ff.
Holzrosen 186.
homöoplasmatische Gewebe 345 ff.
Hordeum, Früchte 288.
Hormidium, Furchung 324; Zerfall 360.
Hormone 471 ff.; Definition 472.
Hostia, s. Funkia.
Hungeretiement 45.
Hyacinthus, Heterotopien 246 ff.
Hydathoden, Conocephalus 570 ff.; thyloider Verschuß 109 ff.
Hydrangea, Entblätterung 485; Panaschierung 20, 27, 31, 535.
hydropische Degeneration 380.
Hymenium, Regeneration 183.
Hymenoptera, Gallen 185.
hyperhydrische Gewebe 49 ff.; Entwicklung ff.; hydropische Degeneration 380; Kernteilung 336; Lebensdauer 72; Lentizellen 49 ff.; Ökologie 511; Osmomorphosen 437; Rinde 49, 54 ff.; Wundheilung, Wundkork 139; Zellenverlagerung 498; Zerfall 360.
Hyperplasie 254, 340.
Hypertrophie, Definition 254, 306.
Hyphen, Formenmannigfaltigkeit 457; Wachstumsanomalien 297 ff.
hypogäische Paravarianten 523.
Hypoplasie, Definition 254 ff.; Gewebedifferenzierung 256, 536; Lebensverlängerung 256; progressive Vorgänge 256; qualitative 265; quantitative 256 ff., regressive Vorgänge 256; Zelle 265.
Hypotrophie 478.
Idioblasten VÖCHTINGS, gleitendes Wachstum 317.
Ikterus 271.
Ilex, ferox-Stacheln 347; Kallus 82, 94, 96; Korkbildung 140; Miniergänge 354; Panaschierung 19 ff., 499; Regeneration 177 ff.
Impatiens, Blütenzeichnung 18; Regeneration 179 ff.
inäquale Teilungen 407 ff.
Inaktivitätshypoplasie 526 ff.
infektiöse Panaschierung 16 ff.
infiltrierendes Wachstum, s. gleitendes Wachstum.
Infloreszenzen, Lebensverlängerung der männlichen 496.
Interkostalfelder, Alter 248 ff.; Gallen 232, 234.
Interzellularen, Füllung mit Wasser 296; Thyllen 108 ff.
Intumescenzen 60 ff.; Ätiologie 70 ff.; Blätter 62 ff.; Blüten 66; Eiweißkristalle 60; Entwicklungsgeschichte 61 ff.; Epidermes 65; Gallen 71; Gasaustausch 512; Guttation 68; Haare 66; hemisphärische 67; Histologie 60 ff., 69 ff.; innere 61, 64, 140; Knäuel 428; Lebensdauer 72; Mechanomorphosen 428; Mesophyll 62 ff.; Ökologie 511 ff.; Osmomorphosen 439; Perikarp 67 ff.; Perldrüsen 68 ff., 72; Phyllodien 66; Samen 66; Schließzellen 65, 66, 71; sphärische 68 ff.; Stimulation, chemische 446 ff.; Verbreitung 61 ff.; Wundkork 146; Zweige 61 ff.

- Inversion, Differenzierungen 462; Panaschierung 28; Stellung der Pflanzen 492ff.
 Involutionsformen, Bakterien, Hefen usw. 301, 303.
 Ipomoea, Etiolement 277; Intumescenzen 65, 72; Panaschierung 28; unvollkommene Folgermeristeme 144; Zytolyse 387ff.
 Iris, Blütensymmetrie 463; Mechanomorphosen 423; Panaschierung 10; Pfropfung 353.
 Ischaemum 232.
 Isolierung, Blätter 482ff.; Gewebe 494; Organe 481ff.; physikalische, physiologische 481ff.
 Isosoma graminicola 403.
- Jacquinia, Gallen 209ff.
 Jahresringe, doppelte 249ff.; halbe 264; Johannistrieb 250.
 Jod, Chlorose 443.
 Johannistrieb, Jahresringe 250.
 Jugendform, Paravariante 522.
 Juglandaceae, Thyllen 107.
 Juglans, Erineum 197, Etiolement 42; Gallen 214, 234; Kropf 340; Ligninreaktion der Membranen 149; Lentizellenwucherungen 52; Perikarp, Hypoplasie 262; Thyllen 106.
 Juncus, Panaschierung 13.
 Juniperus, Gallen 236ff.; Hexenbesen 241; Panaschierung 24.
 Jussiaea, Regeneration der Membran 159.
- Kälte, Wirkung auf Membran 158.
 Kalium, Wirkung auf Gewebezusammensetzung 313.
 Kalk, Thyllen 105.
 kalkfreie Ernährung, Kristalle 272.
 Kallus 76ff.; Anthozyan 316.; Ätiologie 96ff.; Blatt 80ff., 97; Definition 78; Entwicklung 79ff., Form 78; Gewebedifferenzierung 91ff.; Grundgewebe 80ff.; Haare 95ff.; Holz 88; Holzparenchym 90; Hormone 475; Kambium 85, 344; Kernteilungen 336; kompensatorisches Wachstum 488; Mark 89; Markflecken 88ff.; Markstrahlen 89; Mechanomorphosen 424, 429; Meristeme 124; Ökologie 532ff.; Polarität 99; Regeneration 172, 176; Rinde 88; Sekretorgane 96; Stimulation 446; Tracheiden 92; Übergang zu Wundkork 142; Verwachsung 353; Zellinhalt 96; Zytolyse 391.
 Kalmia, Nekrose 382.
 Kalyptra, Enthaubung 489.
 Kambium, Furchung 341; gleitendes Wachstum 317; Kallus 85; Konkavitäten 317; Mannigfaltigkeit anomaler Anlagen 458ff.; Mechanomorphosen 422ff.; Schwund einzelner Zellen 385; Umlagerung der Zellen 121; Untätigkeit 263; Verlangsamung der Tätigkeit 262.
 Kamptotrophie 476ff., 524.
- Kappenbildung, Bastfasern 159; rhythmische 168; Wurzelhaare 159.
 Karnosität, Kochsalzbehandlung 439.
 Karyokinese, Teilungsanomalien 335.
 Karyophysem 376.
 kataplasmatische Gallen 187ff.
 kataplasmatische Gewebe 349ff.
 Keimblätter, s. Kotyledonen.
 Keimlinge, Terata 252.
 Keratenchym 384.
 Kern, Degeneration 375ff.; hypertrophierte Zellen 315.
 Kernholz 146, falsches 146; Heterochronie 250.
 kernlose Zellen nach Teilungsanomalien 328.
 kernloses Plasma, Regeneration 165ff.; Stärkebildung 165; Protozoen 166.
 Kernplasmarelation 464ff.
 Kernspindel, Einfluß mechanischer Faktoren 431.
 Kingia, Schutzzellen 459.
 Kitaibelia, Panaschierung 15.
 Kleinzirpen 382.
 kleistogame Blüten, Hypoplasie 521.
 klinophototrope Blätter, Stellung der Palisaden 454ff.
 Knäuelbildungen 425ff.; Mark 124; Markstrahlen 124; Wundholz 124; Wundrinde 124.
 Knollen, Lebensdauer 496; Pfropfung 353.
 Knollenbildung, Parenchym 349.
 Knollenmasern im Rindengewebe 128ff.
 Knospenfaltung, Hypoplasie 255.
 Knospenlage, Mechanomorphosen 424.
 Kochsalzbehandlung, Karnosität 439.
 körnige Degeneration, Zellkern 376; Zytoplasma 370.
 kohlenstoffsaurefreies Wachstum 46.
 Kohlrahibihäufchen 298ff.
 Kollenchym, hyperhydriche Gewebe 58; Gallen 227ff.; Ligninreaktion 149; Wachstum bei mechanischem Druck 429; Wachstumsanomalien 308.
 kompensatorisches Wachstum 482ff.
 Kongorot, Wirkung auf Regeneration 167.
 Konjugation, Zerfall 359.
 Kork, Gallen 240; Hypoplasie 263, Schattenzweige 263; Periklinalchimären 252ff.
 Korkwucherungen 140.
 Korrelationen 455ff.; chemische 455ff.; Definition 456ff.; Histogenese 464, 470; Kallus 98; Neuorientierung 462; physikalische 466; Zytogenese 464ff.
 Korrelationshypoplasie 490.
 Korrelationsmerkmale 503.
 Kotyledonen, Entgipfelung 487; Ergrünen 487; Gabelung 497; Hypoplasie 288, 96ff.; Kallus 93, 125; Lebensverlängerung 487.

- Kraftwirkungen 416 ff., 422.
 Kranztypus 431.
 Krautern, s. Roncet.
 Krebs, Ätiologie 132; Beta 318 ff.; geschlossener 132; offener 132; Wundholz 132.
 Krebsgallen 200.
 Kristalle, Anhäufung 293; Gallen 230 ff.; Hypoplasie 272; Kallus 96; Thyllen 105.
 Kristalloide, Etiolement 42.
 Kristallschläuche, Zellfusion 367.
 Kropf, Beta 318 ff.; Riesenzellen 339 ff.
 Krupuk, Tabak 462.
 Kugelhefe, Mucor 299 ff.
 Kupfersalze, Wirkung auf Chloroplasten 292; Wirkung auf Gewebebildung 446 ff.
 Kurzstäbchen, Bakterien 285 ff.
 Kurztriebe, Gallen 288.
 kurzelliges Wundholz 117.
 Kutikula, Gallen 209.
 Kutikularepithel, Gallen 209 ff.; Trauma 177.
 Laboratoriumsluft, Chorismen 75.
 Laburnum, Gewebekorrelationen 499; Kork 252 ff.; Regeneration 178.
 Lachnus 238; Wundgummi in Membranen 149.
 Lackgallen 155.
 Lactarius, Verwachsung 352.
 Laelia, Netzfaserzellen 295.
 Laminaria, Kallus 77; Regeneration 183.
 Lamium, Kallus 79; Wundgummi 150.
 Langstäbchen, Bakterien 285 ff.
 langzelliges Wundholz 117.
 Larix, Harzgänge 239; Lentizellenwucherungen 52, 535; Pollen 329, 341; tauber Samen 346, 489 ff.
 Lasiopoda rubi, Gallen 182.
 Lathyrus, Intumescenzen 67.
 Lathraea, Zytolyse 388.
 Laubfall, abnormer 360; Gewebezerfall 360; Transpiration 74; Trennungsgewebe 74; 360.
 Lauraceae, Steinzellen 401; Thyllen 107.
 Laurus, Gallen 212, 230; Thyllen 105; Trennungsgewebe 74.
 Lavatera, Intumescenzen 61.
 lazinierte Laubholzblätter 462; Verwachsung 356.
 Lebendfällung 370.
 Lebensdauer, Blätter 483; Blattstiele 496; hyperhydriche Gewebe 72; Infloreszenzen, männliche 496; Knollen 496; nach anomaler Gewebeverbindung 496; verlängert durch Hypoplasie 256.
 Leguminosae, Gewebeverflüssigung 152; Intumescenzen 67; Wurzelknöllchen 186.
 Leitbündel, abnorme 401; Anthozyan 470; Erineum 196; Gallen 231; homöoplasmatische Verstärkung 345 ff.; Hypoplasie 280 ff.; inverse 233; invers gebaute 462; Korrelationen 470 ff.; Länge auf Flächeneinheit des Blattes 281; Nekrose 383; Netzmaschen 232; neue Zellformen 527; Osmomorphosen 440 ff.; Panaschierung 13; phloëmatische 233; Regeneration 179; Richtung im Blatt 431; Transpirationssteigerung 496 ff.; Unterbrechung durch Gallen 271; vikarisierende Organe 527; Wirkung auf Entfärbung 271; Wundkork 137.
 Leitbündelkreis, Verdoppelung 127, 448.
 leitende Gewebe, Aktivitätshyperplasie 525 ff.
 Lemna, Regeneration der Membran 159.
 Lentinus, Etiolement 47.
 Lentizellen, Aërenchym 127; Gallen 240; Wundkork 138.
 Lentizellenwucherungen 49 ff.; Ätiologie 52; Coniferae 535; Entwicklungsdauer 51; Entwicklungsgeschichte 51; Membran 315; Narkotika 54; Ökologie 511; submerse 53; Verbreitung 52.
 Lentizellhydathoden, Lebensdauer 139.
 Lepidium, Wirkung des Kochsalzes 439; Wurzelhaare 334.
 Lepidoptera, Gallen 185 ff.
 Leptobryum, Röntgenstrahlen 454.
 Leptohormone 472.
 Leptomit, Osmomorphosen 440.
 Leuchtgas, Nekrose 143.
 Leucobryum, Hypoplasie 284.
 Lianen, Dilatationsgewebe 93; Thyllen 105, 107.
 Lichenes, Etiolement 47; Gallen 186; Gewebedifferenzierung 348; Intumescenzen 70; anomale Lage der Gonidien 498.
 Licht 45; Blattanatomie 261; blastische Wirkung 453; Chloroplasten 270; Chromoplasten 271; Gestaltungsprozesse 415, 453; Kallus 97; klinophototrope Blätter 454; Palisadenbildung 454; Panaschierung 505; Prothallien 453; Regeneration der Zelle 166; trophische Wirkung 453; Zellenstellung 454; s. auch Etiolement, Heliotrophismus.
 Ligninreaktion nach Verwundung 149.
 Ligularia, Panaschierung 15.
 Ligustrum, Etiolement 43; Kallus 98; Panaschierung 16, 28; Verwachsung der Blätter 356.
 Lilium, Verwachsung 355 ff.
 Linum, Bastfasern 304; Bastfaserzytolyse 390; Samenschale 281.
 Lipara lucens 233.
 Liparis, Kahlfraß 250.
 Liquidambar, Balsamfluß 156; heterotopische Balsambildung 248.
 Liriodendron, Mechanomorphosen 481.
 loi des surfaces libres 343.
 Lithiasis, Birne 144 ff., 177.
 Livistona, Füllung der Interzellularen 112.

- Lohdenkeil, Kallus 86 ff.; Wundholz 115.
 Lohekrankheit, Pirus 59.
 Lonicera, Gallen 214, 235, 460.
 Lorantheaceae, Gallen 186; Gummosis 153.
 Loranthus, Gummibildung 153; Wundrinde 120; Zytolyse 388.
 Loxopterygium, Thyllen 105.
 Lückenparenchym 104.
 Luffa, Kallus 97 ff.; Schließzellen 342.
 Luftverunreinigung, Lentizellenwucherungen 54; Wirkung auf Wachstum 46, 489.
 Lunularia, Etiolement 48, 283; Hypoplasie 283; Regeneration der Rhizoiden 168.
 Lupinus, Intumeszenzen 67.
 Luxusteleologie 504.
 Lycopodium, Veränderung 251.
 Lycopus, Aërenchym 506; Rindenwucherungen 57.
 Lysenchym 205; Gallen 204.
 Lysimachia, Hypoplasie der Schließzellen 277 ff.; Regeneration 178; Verschuß der Stomata 111.
 Lythraceae, Aërenchym 506.
 Lythrum, Aërenchym 506, Rindenwucherungen 57.
Macleya, Regeneration der Wachsschicht 157.
 Maclura, Thyllen 105.
 Magnesium, Asche anomaler Gewebe 491; Chlorose 443.
 Malope, Intumeszenzen 61.
 Malteserkreuz 147, 535.
 Mangan, Chlorose 443.
 Manihot, Intumeszenzen 64, 65; Thyllen 105.
 Mannafuß 154.
 Mannigfaltigkeit, nach Störung der Korrelationen 457 ff., Tilgung nach Störung der Korrelationen 460 ff.
 Mantelchimaären, Panaschierung 39.
 Marattiaceae, Staubgrübchen 52.
 Marchantia, Heterotropien 246; Rhizoiden 166; Rhizoiden-Regeneration 168.
 Marchantiaceae, Epidermis 342; Regeneration 343; Rhizoide 343; Sprossungen 343.
 marginata Panaschierung 19 ff.
 Mark, abnorme Kambien 124; Desorganisation 282; Ergrünen 291; Etiolement 41 ff.; Hyperplasie 344; Hypoplasie 280; Kallus 89; Panaschierung 33 ff.; Tracheiden 404; Tragant 153; Wundkork 137.
 Markflecken 88 ff.
 Markgallen 203.
 Markstrahlen, Balsambildung 248; Dekapitation 349; Gallen 236 ff., 349; Kallus 89; mehrreihig 432; Steinzellen 295; Tracheiden 119, 403; Tragant 153; Verlauf, Mechanomorphosen 430.
 Markwiederholungen 88 ff.
 marmorierte Panaschierung 25 ff.
 Marsilia, Interkostalstreifen 288.
 Masern, Faserverlauf 124; Knäuel 427.
 Massenkorrelationen 416 ff.
 Mazeration, Einfluß der Narkotika 361; Leuchtgas 75.
 mechanische Gewebe, Aktivitätshyperplasie 524 ff.; Beeinflussung durch mechanischen Zug und Druck 433 ff.; Gallen 222; Hypoplasie 280 ff.; Phosphor und Stickstoff 444; trockene Standorte 527; Verminderung 486.
 mechanischer Zug und Druck 424 ff.; Holz 403; Hypoplasie 281, 519; Wirkung auf mechanische Fasern 345; Verwachsung 353; Zellengröße 260.
 Mechanomorphosen 433 ff.
 Medicago, Kallus 100; Panaschierung 25, 27.
 Melampsorella, Hexenbesen 241.
 Melampyrum auf Corylus 500.
 Melastomaceae, Älchengallen 348.
 Melilotus, Gallen 355.
 Melosira, Kallus der Membran 159.
 Membran, Abbau 295, 308; alternde Gewebe 296; Chemie 267 ff., 295; degenerative Verdickungen 371 ff.; Entholzung 387; Färbung nach Nekrose 386; Festigkeit 269; gummihaltige 149; hypertrophierte Zellen 315; Hypoplasie 265 ff.; Kälte-wirkung 158; Kristall- und Öltropfen-umhüllung 164; Mannigfaltigkeit der anomalen Verdickungen 457; Metakutisierung 296; metaplastische Veränderungen 294 ff.; Neubildung nach Plasmolyse und Verletzung 158 ff.; Resorption 386 ff.; Spaltung 158; Thyllen 102; Verflüssigung 386 ff.; Verquellung 386; Wundgummi 296; Zytolyse 386 ff.
 Membrankappen, Pollenschläuche 335; Wurzelhaare 334.
 Menyanthes, Ergrünen der Wurzeln 291.
 Mercurialis, Albino 44; Gallen 314 ff.; Panaschierung 25, 36.
 Meristeme, anomale 343 ff.; Gallen 239; Hyperplasie 342; Kultur 494; Wasserstoffexponent 445.
 Meristemoplasma, Caulerpa 408.
 Mesembrianthemum, Blasenhaare 511; Stomata 276.
 Mesocarpus, Regeneration der Membran 158.
 Mesophyll, Erineum 197; Hypoplasie 261 ff., 275 ff., 279 ff., 490, 536; Intumeszenzen 62; invers gebaut 462; Messungen 262; Nekrose 382; Panaschierung 499; Quotient 313. s. auch Palsaden; Zellengröße 258 ff.
 Mespilodaphne, Thyllen 103.
 Metakutisierung nach Verwundung 134 ff., 137, 141.
 Metaplasie 289 ff., 536.

- Metastasen 323.
 Metzgeria, Teilungsanomalien 326.
 Mikiola fagi 202, 224, 231, 424.
 Milben, Gallen 185, s. Eriophyes.
 Milchglanz, Obstbäume 364.
 Milchröhren, Kallus 96; Thyllen 108;
 Umhüllung von Wundkork 139; Wund-
 heilung 163.
 Mimosaceae, Thyllen 107.
 Minierer im Blatt 82, 272, im Holz und
 Kambium 89; Verwachsung der Minier-
 gänge 354.
 Mirabilis, Sordago 381 ff.
 Mischgallen 295.
 Mittellamellen, Lösung 364.
 Mixochimäre 366.
 Mniun, Transplantation von Embryonen
 535.
 Mompha 233.
 Mondringe 88 ff.
 Monokotyledonen, Wundkork 141.
 Monophyllaea, Regeneration 173.
 monosymmetrische Gewebsbildung
 475, 533.
 Monstera, Epidermis 291; Thyllen 102,
 105.
 Montbretia, Etiolement 43.
 Moose, s. Bryophyta, Musci, Hepaticae.
 Moraceae, Thyllen 107.
 Morphästhesie 477 ff.
 Morus, Milchröhren 163; Thyllen 105;
 Trauerformen 527.
 Mosaikkkrankheit 16 ff.
 Mougeotia, Wachstumsanomalien 301.
 Mucor, Riesenzellen 299 ff.; Sporenmiß-
 formen 303; Teilungsanomalien 340;
 Zellfusion 366.
 Mündungswall der Beutelgallen 200.
 Mukosa, Regeneration 157.
 Musa, Thyllen 102.
 Musci, Entlaubung 489; Etiolement 48;
 Gallen 186; Regeneration der Membran
 158; submerse Kultur 48; Transplan-
 tation von Embryonen 535.
 Mykoplasma 531.
 Mykorrhiza, Amyloidbildung 164; Ein-
 kapselung 164.
 Mykozeidien 186; fakultative 531;
 prosoplasmatische 187.
 Myosotis, Gallen 215 ff., Panaschierung
 25.
 Myrica, Lentizellenwucherungen 52.
 Myrsinaceae, Bakteriengallen 186.
 Myrtaceae, Thyllen 107.
 Myxomycetes, Gallen 186.
 Myzoxylus laniger, Gallen 187, 200 ff.,
 235, 237 ff., 529.
 Myzus ribis, Gallen 187, 200.
 Nährhaare, Gallen 221.
 Nährlösungen, Wirkungen auf histo-
 logische Zusammensetzung 444.
 Nanismus, s. Zwerge.
 Nanophyes, Gallen 338.
 Narkotika, Dickenwachstum 489; Ge-
 webezerfall 360 ff.; Lentizellenwuche-
 rungen 54.
 Nasturtium, Gallen 203.
 Navicula, Hypoplasie 267.
 Nekriden 382.
 Nekrobiöse 367, 381, 473.
 Nekrohormone 473 ff.
 Nekrose 380; differenzierte 381 ff.;
 Hormone 473; Lösung toter Gewebe
 359; lokale 381 ff.; Sordago 381; Symp-
 tome 381; Wundkork 138 ff., 151.
 Nektarien, Alpenklima 517.
 Neopigenesis 464.
 Neoevolution 464.
 Nepenthes, Anthozyan nach Trauma
 294.
 Nephrolepis, Thyllen 102.
 Nerium, Gallen 227; markständiges
 Phloëm 496.
 neue Zellformen 393 ff.
 Neuroptera, Gallen 185.
 Neuroterus baccarum 395, 496, 529;
 lenticularis 206, 221, 226; numismalis
 187, 204, 221, 223, 240, 396, 424.
 Nicotiana, Bakteriengallen 323; Krup-
 puk 462; Mosaikkkrankheit 16; Pana-
 schierung 31.
 Niederblätter, Hypoplasie 288.
 Nitophyllum, Kallus 77.
 Nitraternährung, Kristalle 273.
 Notommata, Gallen 185, 298 ff., 387.
 Nukleolus, Degeneration 375, Resorp-
 tion 375; Schwund 376; extranuklearer
 370.
 Nuphar, Kallus 95.
 Nuzellus, Regeneration 175.
 Nymphaea, Kallus 474.
 Nymphaeaceae, Wundkork 142.
 Nyssa, Wundholzinnseln 113.
 Oberfläche der Gewebe 252, 535.
 Obione, Gallen 338.
 Ochroma, Thyllen 105.
 Octomeria, Netzfaserzellen 295.
 oculus draconis, Panaschierung 13.
 Ödem, Ribes 55 ff.
 Oedogonium, Hypoplasie 267; kern-
 loses Plasma 165; Membran 372 ff.;
 Oogonien 437; Regeneration der Mem-
 bran 158, 162; Spermatozoen 292, 343;
 Streckungswachstum 437; Teilungsano-
 malien 326; Wachstumsanomalien 301.
 Öffnungsmechanismen der Gallen
 s. Dehizensz.
 Öllücken, Thyllen 108 ff.
 Öltropfen, Membranbildung 164.
 Ökologie der pathologischen Gewebe
 502 ff.
 Oenanthë, Stomata 382.
 Oenothera, Adventivembryonen 175;
 Gigasformen 467; Kotyledonen 497, Re-
 generation 175; Wundhaare 95, 175.
 Olea, Gummosis 154.

- Oligotrophus annulipes* 190 ff., 194, 221 ff., 272, 400; *bursarius* 360; *corni* 202, 223; *Lemeei* 209; *Reaumurianus* 192, 194, 223 ff., 361; *Solmsii* 188, 307, 439.
Onagraceae, Aërenchym 506.
Opuntia, Korkbildung 140; Mistelinfektion 533; Schleimbildung 153.
Orchidaceae, dorsiventrale Wurzeln 288; Kallus 80 ff.; Netzfaserzellen 294; Regeneration an Wurzeln 179.
Orchis, Etiollement 273.
Oreodoxa, Füllung der Interzellularen 112; Thyllen 103.
 Organe, abnorme Trennung 481; abnorme Verbindung 495 ff., 527 ff.
 organoide Gallen 186 ff.; Mannigfaltigkeit der Formen 459.
Origanum, Hexenbesen 387.
Orobanche, Stomata 383.
Orthoptera, Gallen 185.
Oscillatoria, Nekriden 382.
 osmotische Kräfte, gestaltende Wirkungen 436 ff.
 Osmomorphosen, 436 ff.
Osmunda, Mark 404.
Ostrya, Kallus 96 ff.
 Oxalaternährung, Kristallanhäufung 293.
Oxalis, Entgipfelung 487; anomale Gewebeverbindung 496; anomale Organverbindung 527; Panaschierung 14, 25; Stärke 457 ff.; vegetationspunktlose Organe 529.
Padina, Kallus 77; Riesenzellen 286.
Paeonia, Schließzellen 110; Wundkork fehlt 141.
Palaquium, Thyllen 108.
 Palisaden, Haare 400; Hypoplasie 279 ff.; Richtungsanomalien 430; unterseitige 229, 356; s. auch Mesophyll.
Palmae, Dickenwachstum 431.
 Panaschierung, 9 ff.; Achsen 32 ff.; 34; albimarginat 19 ff.; albinukleat 32; albitunikat 32; Albomaculatio 39; Anthozyan 15, 294; Asymmetrie der Blätter 29, 484; Ausmerzung der Panaschierung 505; Blattdicke 33; Blattform 29 ff.; Blattränder 14, 29 ff.; Blattränder, verblichene 14; Blattstellung 25; Blattstiele 484 ff.; Chromatophoren 10 ff., 379; Entwicklungsgeschichte 37 ff.; Epidermis, Streckung der Zellen 36, 431; Farbe 10 ff.; Fleckenpanaschierung 14 ff.; Früchte 25; Gallen 229; Gametophyt 24; geaderte 13; gelbbunt 9; Gewebespannungen 431; Haare 36; Histologie 30 ff.; Hypoplasie 18, 279; inäquale Teilungen 37, 330, 409 ff.; infektiöse 16; Inversion 28; Keimblätter 28; Korrelationen 470; Kristalle 272; Leitbündel 13, 17, 19, 26 ff., 36, 281; Lichtwirkung 10; Mantelchimären 39; marginale 19 ff.; Mark 33 ff., marmoriert 25 ff.; Mesophyll 17, 35 ff., 499; Nekrose der Stomata 382; Periklinalchimären 38; progressive 28; Pfropfung 38; Prothallien 24; pulverulent 25 ff.; Randpanaschierung 19 ff.; regressive 28; Schließzellen 36, 277; sektorial 20 ff.; Temperaturwirkungen 10, 270; Verschleimung der Epidermis 279; viridimarginat 19; weißbunt 10; Wurzeln panaschierter Pflanzen 291; übertragbar 16; Zebrazeichnung 11 ff.
Panax, Intumeszenzen 64; Panaschierung 19.
Pandanus, Holzreaktion im Mesophyll 149; Intumeszenzen 64; Panaschierung 10; Schließzellen 149.
Panicum, Panaschierung 24.
Papaver, Gallen 195, 206, 452;
Papilionaceae, Gallen 198.
 Paraffin, Erzeugung hyperhydrischer Gewebe 53; Heterochronie 250.
Parasitella, Korrelationen 536.
 Parasiten, Wirkung auf Dickenwachstum 489; Wirkung auf Wachstum der Achsen 46; Zytolyse 387 ff.; s. auch Gallen.
 Parasitismus, abnorme Organverbindung 499.
 Paravarianten 512 ff.; progressive, regressive 513 ff., 521, 527.
 Parenchym, Vorherrschen in abnormen Geweben 348 ff., 486.
Parietaria, Bastfasern 304.
Parinarium, Gallen 225.
Passiflora, Kallus 90; Pilzgallen 531.
 passives Wachstum 364, 430; s. auch Retortenzellen.
 pathologisch, Definition 2.
Pediaspis aceris 222, 228.
Pediastrum, Hypoplasie 275.
 Pektinwarzen 95; wollstreifige Äpfel 84; Thyllen 104.
Pelargonium, Entblätterung 485; Haare, Teilungsanomalien 333; Haardurchwachstum 169 ff.; Panaschierung 15, 19, 28, 31 ff., 34; Pfropfungen 496.
Pelvetia, Regeneration 183.
Pemphigus 529; *bursarius* 189 ff., 209, 211 ff., 240, 489; *cornicularius* 230, 234; *marcupialis* 188 ff.; *semilunarius* 197 ff., 223; *spirothece* 203, 453.
Penium, Regeneration der Membran 159;
Peperomia, Chloroplasten 469; Hormone 472 ff.; Kallus 82, 316; Korkbildung 140.
Peponium, Gefäßdurchbrechung 269; Thyllen 104; Wundholz 116.
 Periblem, Regeneration 172.
 Peridermium, Gallen 264, 426.
 Peridineae, Wundheilung 160.
 Perikambium, Regeneration 172.
 Perikarp, Hypoplasie 262, 281; Intumeszenzen 67; Zytolyse 387.
 Periklinalchimären, Epidermisnekrose 383; Kork 252 ff.; Korrelationen der Gewebe 499; Panaschierung 38; Regeneration 178.

- Peristrophe, Intumescenzen 72.
 Perithezien, Etiolement 47.
 Perldrüsen, Epidermis 309; Verbreitung 68; Histologie 69 ff.; Stomata 69.
 Peronosporaceae, Haustorien 164.
 Perrisia 255; capitigena 232; corni 206; crataegi 247, 348; fraxini 205 ff., 209; marginentorquens 197; persicariae 214, 458; ulmariae 221, 231; Zimmermanni 194.
 Pestalozzia 239.
 Petasites, Verschluß der Stomata 111.
 Petersilienkrankheit, Vitis 463.
 Petunia, Anthozyan 274.
 Pflanzekrebs 323.
 Pfropfbastarde 498 ff.; s. auch Periklinalchimären.
 Pfropfung, Protoplasma 357 ff., 365; siehe auch Verwachsung, Transplantation.
 Phalaenopsis, Wurzeln, Gallen 288.
 Phaseolus, Auswachsen der Epidermiszellen 110; Gefäßgummi 147; Hungeretiolement 45; Intumescenzen 65; Kallus 96 ff.; Kambium, extrafaszikulares 127; Leuchtgasnekrose 143, 383; Panaschierung 28; Rindenwucherungen 57; Wundkork 137; Xylemnekrose 383.
 Phellogen, Aërenchym 106; Gummosis 151; Rindenwucherungen 58.
 Philodendron, Schleimkügelchen 95; Thyllen 103.
 Phloem, Hormone 472; sekundäres in Gallen 236; Leitbündel der Gallen 233; Kallus 88; Ligninreaktion 149; Nekrose 383 ff., 475; Wundholz 119.
 Phlomis, Gallen 215.
 Phoenix, Aërenchym 506.
 Phoma 239.
 Phoradendron, Gallen 186.
 Phorium, Panaschierung 24.
 Phosphor, Wirkung auf mechanische Gewebe 444.
 Phragmites, Gallen 233.
 Phycomyces, Wachstumsanomalien 300 ff.; schraubige Zellformen 301.
 Phycomycetes, Gallen 186; Plasmafusion 365; Regeneration der Membran 160.
 Phyllactinia, Wirkung auf Blattfärbung 272.
 Phyllocactus, Korkbildung 140.
 Phyllocladus, Anthozyan, Bildung nach Trauma 294.
 Phylloctes populi 207; setiger 199.
 Phyllodien, Intumescenzen 66.
 Phylloxera 529; Speichel 374.
 phylogenetische Betrachtungen 402 ff., 464.
 Physedra, Thyllen 104.
 physiologische Wunden, Kallus 94.
 Phytolacca, Pfropfungen 496.
 Phytomyza, Minierfraß 82.
 Phytotidae, Gallen 185.
 Phytotoxozidien 185.
 Picea, Harzgänge nach Infektion 239
 Lentizellenwucherungen 535; Panaschierung 24; Rotholz 479; Tracheiden im Mark 126; Tüpfelung 435; Wundholz 122 ff.
 Pilea, thylloide Fällung der Atemhöhlen 109 ff.
 Pilobolus, Etiolement 47.
 Pilze, Dekapitation 174; Etiolement 47; Kallus 78; Mechanomorphosen 424.
 Pinus, Borkebildung, vorzeitige 250; Gallen 230; Harzgänge 239; Harzgallen 155; Holzkörper, gelappter 264; Hypoplasie 276; Hypoplasie der Armpalisaden 266; Intumescenzen 70; Kallus im Harzgang 137; Lentizellenwucherungen 52, 535; Mistel 479 ff., 499; Mondringe 89; Panaschierung 13; Rindenwucherungen 57; Rotholz 480; Thyllen 102; Tracheidenstäbe 372 ff.; Zellengröße 260.
 Piratinera, Thyllen 103, 105.
 Pirus, Fruchtholz 57; Heterotopien 246; Kallus 94; Knollenmasern 128 ff.; Kropf 340; Lithiasis 144 ff.; Lohekrankheit 59; Metakutisierung 138; Mistel 388; Mondringe 89; Regeneration 177; Rindenwucherungen 57; Ringrisse der Früchte 361; Wollstreifigkeit 83 ff.; Wundkork 143; s. Myzoxylus.
 Pistacia 230; Gallen 197, 223, 234.
 Pisum, Gigas-Zellen 465 ff.; Intumescenzen 66 ff., 428, 439; Kallus 96; mehrkernige Zellen 286; Perikarp 60 ff., 428, 439.
 Pitcairnia, Gummi 153.
 Plantago, Panaschierung 25; Riesenzellen in Gallen 338.
 Plasmodiesmen, Verwachsung 354.
 Plasmodiophora, Gallen 186; Wirkung auf Zytoplasma 370; auf Zellkerne 315, 376.
 Plasmolyse, Regeneration der Membran 158 ff.
 Plasmoschise 378.
 Platanus, Panaschierung 26; Sonnen- und Schattenblätter 261; Thyllen 102.
 Plectranthus, hyperhydrische Gewebe 74; Holzmasern 126.
 Pleomorphismus der Gallen 205; s. auch Mannigfaltigkeit.
 Pleonosporium, Osmomorphosen 437.
 Plerom, Regeneration 172.
 Pleurotaenium, Regeneration der Membran 157.
 Polarität, Faserrichtung 492 ff.; Kallus 99; Transplantation 352, 412; Zelle 410 ff., 425.
 Pollen, Bastarde 468; Etiolement 44, 465; Mischkörnigkeit 468.
 Pollenkörner, Furchung, 341; Teilungsanomalien 329.
 Pollenschläuche, Ergrünen 292; Regeneration der Membran 166; Regene-

- ration ohne Zellkerne 166; Teilungsanomalien 335; Totipotenz 401; Wachstumsanomalien 297 ff.; Züchtung 494.
Polygala, Markstrahlen in den Wurzeln 441.
Polygonatum, Verschuß der Stomata 111.
Polygonum, Anthozyan 273; Etiolement 42, 44, 272; Gallen 197, 214, 458; Haare 278; Panaschierung 25, 26, 27, 34; Stärkeanhäufung 293.
Polyporus, Verwachsung 352.
Polytrichum, Kalyptrahaare 301; Stomata 342; Transplantation von Embryonen 535.
Pontania, Gallen 203 ff., 229, 314, 450; Lentizellenwucherungen 52; proxima 189, 192, 212 ff.; salicis 208, 240; vesicator 247.
Populus, Gallen 188 ff., 201, 203, 207, 223, 235, 240, 355 ff., 453; hyperhydrisches Trennungsgewebe 74; Intumescenzen 63, 70; Kallus 79 ff., 83 ff., 88 ff., 91 ff., 96, 99 ff., 124, 399, 488; Kropf 340; Lentizellenwucherungen 49, 52; Mistel 388; Regeneration 171, 174, 176 ff.; Thyllen 106, Umwallungswülste an Seitenzweigen 131; Zugfasern 481; s. auch *Pemphigus*.
Portulaca, Abbau der Membranen 308.
Potamogeton, Verkorkung 138, 296.
Potentilla, Erineum 196; Etiolement 44; Gallen 196, 207; Symmetrie der Blüte 402, 463.
Preissia, Etiolement 48.
 Primärblätter, Hypoplasie 288.
Primula, Panaschierung 37; Pollen 465; Regeneration der Membran 159.
Prociphilus xylostei 235.
 progressive Panaschierung 28.
 prosoplasmatISChe Gallen 187 ff.; Gewebe 350 ff.; Chemomorphosen 448.
Prothallien, Etiolement 48; Heterotopien 400; Panaschierung 24; Regeneration 173; Regeneration der Membran 159; Rhizoiden, Hunger-Etiolement 46; unbefruchtete 490; Wachstumsdauer 490.
Protonema, Teilungsanomalien 324; Wachstumsanomalien 302.
Protoplasma, Fusion 365; Verfestigung nach Trauma 163; Wundheilung 163; s. auch *Zytoplasma*.
Protozoen, Regeneration 164.
Prunus, Atemhöhlen 110; Erineum 196, 217; Etiolement 43; Gallen 200, 205, 220, 281, 361, 413; Gummosis 151 ff.; Kropf 340; Lentizellenwucherungen 50; Markflecke 89; Milchglanz 364; Panaschierung 14; Rindenwucherungen 59; Ringelung 488; Sonnen- und Schattenblätter 515.
Pseudoamitosen 336.
Pseudophoren, *Phycomyces* 301.
Psyllidae, Gallen 185.
Ptelea, Entblätterung 484; Panaschierung 11, 16.
Pteridophyta, Gallen 186; Hexenbesen 242; Hypoplasie 282; Thyllen 102, 104, 105.
Pteris, Etiolement 48; Hexenbesen 242; Panaschierung 16; Spermatozoen 400.
Puccinia, Gallen 268; Heterotopie 248; Rübsamenii 387.
 pulverulente Panaschierung 25 ff.
Qualitative Anomalien 254 ff.
quantitative Anomalien 254 ff.
Quercus, Blattnervatur 248, doppelte Jahresringe 249; Etiolement 42; Gallen 192, 211, 213, 226, 231, 401; s. auch *Neuroterus*, *Dryophanta*, *Andricus*, *Cynips*, *Biorrhiza*; Holzerstörung 391; Kallus 97; Mechanomorphosen 422; Panaschierung 19, 26, 33, 35; Rindenwucherung 133; Sonnen- und Schattenblätter 261, 516; Thyllen 101, 105; Wundholz 403; Wundrinde 120; Zellengröße 395; Zugfasern 481.
 Querriegelbäume 359.
 Querwände, Hypoplasie 265; schiefe 325.
Radiäre Gallen 194.
 Radiumstrahlen, Kern 376; Wirkung auf Pflanzengewebe 455.
Ranunculus, Etiolement 43; Paravarianten 518.
Raphanus, Dickenwachstum 264; Hypoplasie der Verholzung 267.
Raphiden, Kallus 96; Wundrinde 120.
 Reaktionsvermögen der Zellen 407 ff., 412 ff.
 Realisationsfaktoren 415 ff., 421.
 Rebhuhnholz 387, 391.
 Reduktionsteilungen 337.
 Regeneration 156 ff.; Ätiologie 164; Algen 174, 183; Blätter 173; Blattstecklinge 174; Braunalgen 183; direkte 171, 179; Embryonenbildung 175; Endodermis 180; endogene, exogene 174; Epidermis 170, 176 ff., 178 ff.; Farne 167; Floriden 184; fraktionierte 167; Früchte 177; Gefäße 179 ff.; Gewebe 168 ff., 175 ff.; Haare 160 ff., 163, 169 ff.; Haptogenmembran 164; indirekte 171; interkalare 173; Kallus 171 ff., 176 ff.; Kryptogamen 174; Kutikularepithel 177; Leitbündel 179; Lichtwirkung 166; Membran 157; Milchröhren 161; Minierräupen 173; Niederschlagsmembran 163; Nuzellus 175; Ökologie 132; partielle 171; Periklinalchimären 178; Pflropfbastarde 174; Pilze 175, 183; Plasmolyse 158 ff.; Prothallien 173; Protozoen 166; Rinde 177; Siphonien 161, 163; Sproßspitzen 173; Vegetationspunkte 171 ff.; Velamen 179; Verwundungsmembran 162; Wachsschicht 157; Wundholz 182; Wurzeln 400; Wurzel-

- spitze 171; Zelle 157 ff.; Zellkern, Wirkung 165 ff.; Zentralzylinder 180, 181.
 regressive Panaschierung 28.
 Reizketten 419.
 Reizreaktionen 414 ff.
 Reizursachen 414 ff.
 Reizwirkungen 416 ff.
 Renanthera, Regeneration 179.
 Resinose, s. Harzfluß.
 Restitution 156 ff.; s. auch Regeneration.
 Retinispora, Hypoplasie 255.
 Retortenzellen 430; Gallen 190.
 Rhabdophaga salicis 226.
 Rhamnus, Gallen 212, 268.
 Rhizobium radicicola 452, 531.
 Rhizoiden, Regeneration 168; Regeneration ohne Zellkern 166; Wachstumsanomalien 298.
 Rhizome, Thyllen 107.
 Rhizomyxa in Wurzelhaaren 298.
 Rhizopus, Teilungsanomalien 340.
 Rhodites rosae 488.
 Rhododendron, Nekrose 382.
 Rhodymenia, Verwachsungen 352.
 Rhoeo, s. Tradescantia.
 Rhus, Gallen 199; Lentizellenwucherungen 52.
 Rhynchotha 185.
 Ribes, Aphidenstiche 375; Hypertrophie 311; Rindenwucherungen 54 ff., 59; 506.
 Riccia, Hypoplasie 288; Wachstumsanomalien 298.
 Ricinus, Chemomorphosen 448; Entgipfung 487; Geotropismus 477; Kallus 84; Regeneration der Wachsschicht 157; Zellkernzentrifugierung 332 ff.
 Riesenblätter 485.
 Riesenzellen, Älchengallen 314 ff.; Degeneration der Zellkerne 379; Gallen 338 ff.; Gummosis 339; Kernteilung 336; Membran 315; Mucor 299 ff.; Thyllen 340, 385; vielkernige 337 ff.
 Rinde, Aërenchym 506 ff.; Entblätterung 484; Gummosis 151; Hypoplasie 262; Kallus 87; Kambien, abnorme 124; Mazeration 75; Tragant 153; Trauerformen 527; Wundkork 137.
 Rindenknollen, Castanea 131; Fagus 129 ff.; Sorbus 131; Tilia 131.
 Rindenwucherungen 49, 54 ff., Membran 315.
 Ringelung, Blätter 483; Blütenfarbe 274; Kallus 99; Vitis 126; Wundholzbildung 113, 115; Zweige 488.
 Ringfäule 391.
 Ringrisse, Früchte 361.
 Robinia, Mechanomorphosen 494 ff.; Mistel 500; Thyllen 103, 105, 107; Zugfasern 481.
 Röntgenstrahlen, Wirkung auf Kerne 376; auf Pflanzengewebe 454 ff.
 Roestelia, Gallen 267 ff.
 Roncet, Vitis 18, 373, 463.
 Rosa, Gallen 488; Kallus 85, 99; Panaschierung 25, 27; Rindenwucherungen 57, 349; Veredelung 353; Wundholz 115.
 Rosanoffsche Kristalle, Membranbildung 164.
 Rosiflorae, Thyllen 107.
 Rotholz 478, 521, 533; Anomalien 479 ff.; Heterotopie 480; Histologie 478; Wurzeln 478.
 Rozella 298.
 Rozites, Wachstumsanomalien 298.
 Rubiaceae, Bakterienknoten 11, 186; Panaschierung 11.
 Rubus, Bastard 443; Blattflecken 443; Erineum 451; Gallen 182; Kropf 340; Panaschierung 25; Regeneration der Wachsschicht 157.
 Rückdifferenzierung 289 ff.
 Ruellia, Intumescenzen 62, 70.
 Rumex, Panaschierung 25.
 Ruscus, Stomata 383.
 Russula, Verwachsung 352.
 Ruta, Panaschierung 36.
 Rutaceae, Gummifluß 152.
 Saccharum, Riesenzellen in Gallen 338; Serehkrankheit 147; Wundgummi in Interzellularen 150.
 Sagittaria, Hypoplasie 255.
 Saintpaulia, Wundreaktionen der Haare 134.
 Salicaceae, Thyllen 107.
 Salix, Blattnarben 74; Blattnerwatur 248; Faserrichtung 492 ff.; Gallen siehe Pontania; Kallus 84 ff., 93, 96 ff., 99; Lentizellenwucherungen 49 ff., 54; Markflecken 89; Markstrahlen 432; Panaschierung 25; Polarität 492 ff.; Regeneration der Stämme 182; Trennungsgewebe 73; Wurzelpfe 242, 468; Wundkork fehlt 141.
 Salvia, Erineum 196; Gallen 197.
 Sambucus, Entblätterung 483; Gallen 361 ff.; Kallus 85, 98; Lentizellenwucherungen 49, 54; Mark 344; Panaschierung 19, 28, 32; Rindenwucherungen 57, 60.
 Samen, Gummosis 151; Intumescenzen 66; taube 489.
 Samenknospen, Haare 214; unbefruchtete 490.
 Samenschale, abnorme Dicke 489 ff.
 Sanchezia, Pflropfungen 496.
 Saniosche Balken in Gefäßen 372 ff., 404; Thyllen 102.
 Sapotaceae, Thyllen 108.
 Sargassum, Kallus 77.
 Sarothamnus, Lentizellenwucherungen 52; Panaschierung 25.
 Sauerstoff, Wirkung auf Wundkorkbildung 142.
 Saxifraga, Wundkork fehlt 141.
 Scabiosa, Kranztypus 431.

- Schattenblätter, Histologie 261 ff.
 Schattenzweige, Kork 263.
 Schizoneura langinosa 199, 213.
 Schlechtendalia chinensis 199.
 Schließzellen, abnorme Größe 211 ff., 259; Asymmetrie 212; Entblätterung 484; Entstehung 330; Etiolement 40; Fusion 211; Gallen 211; Gruppen 212; Hypoplasie 536; Intumeszenzen 66; Kamme 361 ff.; Korrelationen 471, zu Epidermis und Mesophyll 315, 494; Moose 342; Nekrose 382 ff., 475; Obliteration 143; Querteilung 212, 342; schlußunfähige 41, 215; Schutzzellen 459; Sonnen- und Schattenblätter 516; Teilungsanomalien 329 ff.; Thyllen und thylloider Verschuß 109; Umwallung 212; Verstopfung 509; Wachstumsanomalien 494; Wundkork 140; Züchtung 494; Zytolyse 389.
 Schleim, Cactaceae 153; Cyathea 153.
 Schleimkügel, Philodendron 95.
 Schutzholz 146, 535.
 Schwefel, Chlorose 443.
 Sceletoneura, Hypoplasie 267.
 Scenedesmus, Entfärbung 271; Hypoplasie 275; Wachstumsanomalien 302.
 Sciadopitys 402.
 Scitamineae, Thyllen 107.
 Scorzonera, Milchröhren 163.
 Sedum, Hormone 472 ff.; Regeneration der Membran 159; Regeneration der Wachsschicht 157.
 Seitenäste, Achseln 493.
 Sekretorgane, Gallen 230 ff.; Wundkork 139.
 sektoriale Panaschierung 20; Variationen 409 ff.
 sekundäre Gewebe, Gallen 234; Hypoplasie 282; Zellengröße 260; Zellenzahl 262.
 Selaginella, Chromoplasten 271; Kallus 78; Panaschierung 10, 26, 33.
 Selbstdifferenzierung 416.
 Selenipedium, Verwachsung 353.
 Sempervivum, Etiolement 45; Gallen 46; Terata 459; Wundkork 135.
 Sequoia 10; Wundholz 119.
 Serehrkrankheit, Zuckerrohr 147.
 Seta nach Entthaubung 489.
 Sexualität, korrelative Wirkungen der Unterdrückung 490.
 Shorea, Thyllen 107.
 Sicyos, Haare 165.
 Sideroxylon, Thyllen 105.
 Siebröhren, Plasmolyse 159, 166; Plasmodesmen 166; Regeneration der Membran 159, 166.
 Sinapis, Wurzelhaare 297.
 Sinningia, isolierte Blätter 483.
 Siphocoryne xylostei 214, 460.
 Siphonaceae, Hypoplasie 284; Wachstumsanomalien 297 ff.
 Sisymbrium, Gallen 207.
 Sklerenchym, Mechanomorphosen 432.
 Solanum, Blattrollkrankheit 383 ff.; Drüsenhaare 66; Eiweißkristalle 293; Ergrünen des Grundgewebes nach chemischen Reizen 291; Etiolement 41 ff.; Gewebeverbindung, anomale 495 ff.; Gigas-Formen 467 ff.; Haare 278 ff.; inäquale Teilungen 331; Intumeszenzen 63, 70; Knollen, stärkefreie 246; Leitbündel 495; Lentizellenwucherungen 52, 53; Mesophyll 313; Mosaikkrankheit 16; Mykorrhiza 349; Panaschierung 27, 31; Periklinalchimären 459; Pfropfungen 496; Phloëmnekrose 383 ff.; Rindenwucherungen 60; Risse der Früchte und Knollen 361; Schließzellen 66, 276; Stärke und Eiweiß 491; Verholzung 268; Verkorkung 371; Verwachsung 353 ff.; Wundhormone 473 ff.; Wundkork 136 ff., 142, 341; zellulose Degeneration 371.
 Sonnen- und Schattenblätter, Hypoplasie 281, 536; Leitbündel 281; Mesophyll 261 ff.; Ökologie 513 ff.; Para-varianten 513 ff.; Physiologie 515 ff.; Zusammensetzung des Mesophylls 313; 514 ff.
 Sonnen- und Schattennadeln 536.
 Sonneratia, halophile Struktur 520.
 Sophora, Trauerformen 527.
 Sorbus, doppelte Jahresringe 249; Kallus 96; Markflecke 89; Panaschierung 16, 32.
 Sorosphaera, Gallen 338.
 Spaltung der Gewebe 359 ff.; Algen 359 ff.; endogene Bildungen 364; Frostwirkungen 364; Futterhaare 360; Gallen 361 ff.; hyperhydrische Gewebe 360, Gewebespannung 361; Laubfall 360 ff.; Mazeration 361; Milchglanz 364; Schließzellenkamme 361 ff.; Turgordruck 360 ff.; ungleiche Wachstumsintensität 363.
 Spannrückigkeit, Carpinus 264.
 Sparmannia, Thyllen 105.
 Speichergewebe, Gallen 228.
 Spermatozoen, Ergrünen 292; Teilungsanomalien 343.
 Spezietät der Pflanzenzellen 400 ff.
 Sphaeria, Etiolement 47.
 Sphagnum, Hypoplasie 284; Rudimentärblätter 284.
 Spikularzellen, Formen 303 ff.
 Spirogyra, Chloralisierung 326; chloroplastenfreie 328; Chromatophoren 316, 328, 469; Chromatophorenüberschuß 469; Defäkation 379; Degeneration 379; Gigas-Form 465, 467 ff.; inäquale Teilungen 326 ff.; kernlose 165, 328, 436; Kernplasmarelation 465; Kopulationshemmung 490; Osmomorphosen 436; Querwände, unvollkommene 265; Regeneration der Membran 158, 162; Teilungsanomalien 326 ff.; Tonnenform 311, 436; vielkernige 285 ff., 326, 310, 412, 469; Wachstumsanomalien 300 ff.; Wendeltreppenmembran 326 ff.;

- Zellenform 396; Zentrifuge 326; Zygoten 379.
- Spiraea, Gallen 221, 231; Panaschierung 22 ff., 25, 27, 29, 33.
- Spirallockengalle s. Pemphigus spirothece.
- Spitzenwachstum, Wachstumsanomalien 297.
- Splachnum, anomale Blattformen 467; Polyploidie 467.
- Splitterbera, zweispitzige Blätter 252.
- Sporen, Größenvariation 457.
- Sporogon, Entaubung 489.
- Sprekelia, Degeneration 371.
- Sprosse, Regeneration der Vegetationspunkte 173; Regeneration nach Spaltung 180 ff.; vegetationspunktlose 529.
- Sproßspitze, Kultur 494.
- Stachys, Pfropfung 353.
- Stäbe in Gefäßen 372 ff.; 404.
- Stärke, Anhäufung 491; Etiollement 42; Kallus 96; Mannigfaltigkeit der Form 457 ff.; metaplastische Anhäufung 292 ff.; Thyllen 105.
- Staphylea, Trennungsmeristem 248.
- Staubgrübchen, Lentizellenwucherungen 52.
- Stauroneis, Hypoplasie 267.
- Stecklinge, Regeneration 173 ff.
- Steinthyllen 103.
- Steinzellen, Gallen 226 ff.; Kallus 93.
- Stellaria, Panaschierung 36 ff.
- Stereum, Milchglanz 364; Rebhuhnholz 387, 391.
- Sternparenchym, Gallen 229.
- Stichococcus, osmotischer Druck der Nährlösung 437; Wachstumsanomalien 302.
- Stickstoff, Wirkung auf mechanische Gewebe 444.
- Stickstoffverbindungen, Verhältnis zu den Assimilaten 444.
- Stigeoclonium, Regeneration der Membran 158.
- Stipa, Erineum 217.
- Stomata s. Schließzellen.
- strahlende Energien, Wirkungen auf Pflanzengewebe 453.
- Streptocarpus, Regeneration 173.
- Struvea, Hypoplasie 285.
- Styrax, Balsamfluß 156.
- submerse Pflanzen, Hypoplasie 276 ff., 518 ff.
- submerses Wachstum, Hypoplasie 278; 280, 284.
- Sumpfwasser, Hemmung der Entwicklung 278.
- Symmetrie, Blüten 463; Gallen 460; Tilgung von Mannigfaltigkeiten 460; Neuorientierung der Korrelationen 463, 475.
- Symphoricarpus, Regeneration der Membran 159.
- Synchytrium 214; Gallen 195 ff., 210 ff.; myosotidis 215 ff.; papillatum 215 ff.; pilificum, Gallen 187; Wirtszellen 314 ff., 409.
- Synedra, Hypoplasie 267.
- Synergiden, anomales Wachstum 490.
- Synergidenembryonen 247.
- Syringa, Blütenfarbe 274; Drehwuchs 123; Entblätterung 483; Etiollement 43; Lentizellenwucherungen 53; Rindenwucherungen 60; Regeneration der Blätter 137; Stärkeanhäufung 293; Verwachsung der Blätter 356; zweispitzige Blätter 252.
- Tabakrauch, hyperhydriche Trennungsgewebe 74; Intumescenzen 72, Lentizellenwucherungen 54; Rindenwucherungen 60; Wirkung auf Wachstum 46.
- Tamarindus, Zytolyse 387.
- Tapetenzellen, Amitosen 336.
- Taphrina, Hexenbesen 242.
- Taraxacum, Etiollement 45; Kallus 93, 95 ff., 100, 124; Panaschierung 25; Verbänderung 425; Wundhaare 95 ff.
- Taxus, Lentizellenwucherungen 535; Trennungsgewebe 74.
- Tarsonemus Canestrinii 217.
- Tecoma, Blattnervatur 248.
- Teilungsanomalien, qualitative 324; quantitative 340.
- Teilungsrichtung, anomale 324.
- Teleutosporen, Heterotopie 248.
- Temperatur, Wirkung auf Chloroplasten 270, auf Pflanzengewebe 454.
- Terata, Anatomie 252, 535.
- Tetmemorus, Regeneration der Membran 169.
- Tetraneura compressa 199, 220 ff.; ulmi 190, 529.
- Tetranychus, Beziehungen zu Enationen 347; Intumescenzen 64.
- Teucrium, s. Copium.
- Thapsia, Verschluß der Stomata 111.
- Theobroma, Verflüssigung 153, 387.
- Thomasscher Satz 308, 414.
- Thuja, Panaschierung 23; Wundholz 119.
- Thujopsis, Hexenbesen 242.
- Thyllen (thylloide Füllungen) 91 ff., 100 ff.; Alterserscheinung 109; Ätiologie 106 ff., Form 101; Geschichtliches 101; Größe 102; Gummilakunen 153; Histologie 101; Hypertrophie 312, 315; Interzellularräume 108 ff.; Kern 102; Lückenparenchym 104; Mechanomorphosen 424; mehrzellige 105; Membran 102; Milchröhren 108; Ökologisches 508 ff.; Pektinwarzen 104; Siebröhren 107 ff.; Steinthyllen 104; thylloide Füllungen 108; Verbreitung 107 ff., Wundhormone 474.
- Tilia, doppelte Jahresringe 249 ff.; Erineum 196 ff., 217 ff., 340, 411 ff., 451; Gallen 194, 199, 361; Lentizellenwucherungen 52; Mechanomorphosen 481;

- Mistel 388; Rindenknollen 130; Sonnen- und Schattenblätter 261; Wundholz 121 ff.; Zwergblätter 260.
 Tötung, lokale 161; s. auch Nekrose.
 Toluifera, Balsamfluß 156.
 Torenia, Blattsteckling 174; Furchung 340.
 Tortula, Enthaubung 489.
 Totipotenz der Zellen 400 ff.
 Tracheiden, Größe 157; Kallus 92 ff., 295; Kernholz 146 ff.; Mechanomorphosen 424; metaplastische Bildung 295; regenerative Neubildung 179 ff.; Rotholz 478; Stäbe 372 ff.; Thyllen 105; Tüpfelung, anomale 435; verzweigte 303; Wundholz 118 ff., 123.
 tracheo-thylloides 104.
 Tradescantia (Rhoeo), Abspaltung der Membran 158; Epidermis, Regeneration 170; Panaschierung 10, 21 ff., 24, 29, 505; Stärkeanhäufung 293; Stomata 247 ff., 329; Teilungsanomalien 324 ff.; Teilungsanomalien des Zellkerns 336; thylloide Füllung der Atemhöhlen 109; Trichome 158, 324 ff., 336; Wurzelhaare 278.
 Tragant, Entstehung 153.
 Tragopogon, Milchröhren 163; Wundkork 189.
 Trametes, Holzerstörung 391.
 Transfusionsgewebes, Hypoplasie 536.
 Transpirationsstrom, Verbreitung von Bakterien 323; Wirkung auf Leitbündel 496 ff.
 Transplantation, Algen 352; autoplastische 351; Farne 353; heteroplastische 352; homoplastische 351; Knäuel 426 ff.; Korkbildung 353, 389; Moose 353; Pilze 352 ff.; Polarität 352, 412, 426; Rübenkropf 321; Verbindung, anomale, der Organe 497 ff.; Verkittung 353; Verwachsung 351; Zytolyse 389.
 Trauerbäume, mechanische Gewebe 526; Rinde 527; Zellengröße 260.
 Trennungsgewebe, hyperhydrische 73; Heterotopie 248.
 Trennungszellen 382.
 Trentepohlia, Regeneration 169.
 Trianea, Wurzelhaare 378.
 Trichopsylla Walkeri 212.
 Triebspitzengallen, Hypoplasie 255.
 Trifolium, Panaschierung 25.
 Trigonaspis megaptera 233.
 Trioza alacris 212, 230.
 Triticum, Früchte 288, Gallen 217, 403; Hunger-Etiolement 45.
 Tropaeolum, Haare 403, 512; Intumeszenzen 66; Leuchtgasnekrose 143; Verstopfung der Hydathoden 111.
 Trockenheit, Wirkung auf Dickenwachstum 263.
 Trypanosoma, Blepharoplast 376; Teilungsanomalien 327.
 Tsuga, Lentizellenwucherungen 535; Wundholz 404.
 tubérisation, Parenchym 349.
 Tüpfel, Beeinflussung durch mechanische Faktoren 435; Schließhautdurchlässigkeit 148; Schließhautresorption 388.
 tumor strands 322, 498.
 Tumoren, Ätiologie 410; Wundhormone 474.
 Tychius crassirostris 355.
 Tylenchus, Gallen 186.
 Typhlocyba 382.
 Udotea, Hypoplasie 284 ff.; Regeneration der Membran 160; schraubiges Wachstum 301.
 Überwallungsrand 78.
 Ulmaceae, Thyllen 107.
 Ulmus, Ergrauen 381; Gallen 197, 208 ff., 220 ff.; Gallen s. Tetraneura; Kallus 97; Lentizellenwucherungen 50; Panaschierung 26 ff., 30, 32, 279; Thyllen 105; Wundholz 116 ff.; Zwergblätter 260.
 Umbilicus, Gallen 338.
 Umdifferenzierung 289 ff.
 umschlossene Gallen 191 ff.
 Umwallungsgallen 201, Haare 219.
 Uredineae, Gallen 186 ff.
 Uromyces, Gallen 46, fakultative Gallen 531.
 Urophlyctis, Gallen 301; Wirtszellen, gleitendes Wachstum 317 ff.; Wirtszellenfusion 365.
 Urtica, Bastfasern 304 ff.; Brennhaare, Regeneration der Membran 159, 160 ff., 163, 166.
 Urticaceae, Stäbe 372; Thyllen 107.
 Ustilagineae, Gallen 186 ff., Zellulose-scheiden 533.
 Ustilago Grewiae 187, 222; maydis 212, 233, 376.
 Vaccinium, Gallen 193, 268.
 Vagin, Farne 141.
 vakuolige Degeneration, Chromatophoren, Zytoplasma 369, 375.
 Vallisneria, Regeneration der Membran 159.
 Valonia, Regeneration der Membran 160, 163.
 Vanda, Kallus 80.
 Vaucheria, Gallen, s. Notommata; Regeneration der Membran 158 ff., 160; Zoosporen 419.
 Vegetationspunkte, Regeneration 171 ff.; Strahlungen 455.
 Velamen, Regeneration 179.
 Verbänderung 251 ff.; Mechanomorphosen 424.
 verblichene Blattränder, Panaschierung 13.
 Verdunkelung, Wirkung auf Gewebebildung 485; s. auch Etiolement.
 Veredelung, Verwachsung 353.
 Vererbung, Sordago 381.
 Vergrünungen 291, 460.

- Verholzung, Düngung 268; Einfluß mechanischer Faktoren 434; Hypoplasie 267.
 verirrte Gallen 413.
 Verjüngung durch Membranabbau 308.
 Veneration, Einfluß auf Gallenbildung 198.
 Veronica, Gallen 338.
 versprengte Keime 498.
 Verwachsung, Epidermis 355; Gallen 354 ff.; Grundgewebe 355; Kallus 353; Leithündel 354; lazinierte Blätter 356; Miniergänge 354; partielle 353; Plasmodiesmen 354; Polarität 357 ff.; totale 353; s. auch Transplantation.
 Verwundung, Zytolyse 387 ff.; s. Wundgewebe und die folgenden.
 Verzweigung, Zellengröße 258 ff.
 Viburnum, Gallen 188, 307, 439.
 Vicia, Ergrünen der Wurzeln 291; Intumeszenzen 67, 428; Kallus 96 ff., 125; Kotyledonen, Ergrünen 290; Nekrose 143, 383; Rindenwucherungen 59; Teilungsanomalien 329; Veränderung 424; Wurzelspitzen-Regeneration 172; Wurzelzellenkultur 495.
 vikariierende Organe 527.
 Vinca, Mechanomorphosen 432.
 Viola, Hypoplasie 255.
 Viscum, Abwehrmaßnahmen der Wirte 533; Birne 388; Cactaceae 433; Gallen 186; Gefäßperforationen 388; Korrelationen 499; Kronenersatz 499; Kutikularepithel 138; Pinus 479 ff.; Wirkungen des Mistelschleimes 533; Zytolyse 388.
 Vitaceae, Thyllen 107.
 Vitis, Blattnervatur 248 ff.; Chemomorphosen 448; Erineum 196, 219; Gallen 338, 340; Gefäßgummi 148; Gummosis 153; Intumeszenzen 63, 512; Kallus 90; Korkbildung 141; Krautern 373; cordoni 373; Perldrüsen 68 ff.; Rindenwucherungen 57; Ringelung 126; Roncet 18, 463; Thyllen 105, 108; Veredelung 353; Wundkork 139.
 Wachs, Gallen 209.
 Wachs-schicht, Regeneration 157.
 Wachstum, gleitendes 316 ff.
 Wachstumsanomalien 296 ff.; qualitative 296; quantitative 306.
 Wasserpflanzen, Paravarianten 518 ff.; Stomata 382.
 Wasserspeichergewebe, Hypoplasie 259.
 Wasserstoffionen, Meristem-bildung 445; Wundgewebe 475.
 Weigelia, Panaschierung 19, 33.
 Weißflecke, Vitis 18.
 Weißholz 478 ff.
 Weißpunktkrankheit 382.
 Wellenholz 423.
 Wellenkalk, Zwerge 258.
 Wellenkambium 423.
 Wellenrinde 423.
 Wiederbildung 156.
 Wimmerwuchs, Mechanomorphosen 423.
 Winden im Dunkeln 44.
 Windeseite der Bäume, Hypoplasie 262.
 Wirrzöpfe, Salix 242, 468.
 Wisaholz, Betula 153.
 Wollstreifigkeit, Äpfel 83 ff.
 Woronina 298.
 Wundgewebe 76 ff.; Heilung 508 ff.; Ökologie 508 ff.; Verlagerung von Zellen 498; siehe ferner Kallus, Wundholz, Wundkork, Regeneration.
 Wundgummi, 146 ff.; Mikrochemie 148; Kallus 94; Thyllen 105.
 Wundhaare 95 ff., 468.
 Wundholz 113 ff.; Drehwuchs 123; Entwicklungsdauer 131 ff.; Entwicklungsgeschichte 113 ff.; Faserverlauf 120 ff.; Form 131 ff.; Frostleiten 132; Furchung 341; Harzgänge 154; Histologie 117, 349, 492; Kallus 114 ff.; Knäuelbildungen 124 ff., 425 ff.; Krebs 132; Kurztriebe 130; kurz-zelliges 117; lang-zelliges 117; Lohdenkeil 115; Masern 124; markbürtiges 124 ff.; Mechanomorphosen 425; Ökologie 532; phylogenetische Fragen 403 ff.; primäres 117; rindenbürtiges 124 ff.; Rindenknollen 129 ff.; Ringelung 115; sekundäres 118; Zellenformen 123 ff.
 Wundhormone 473 ff.
 Wundkork 133; Alter der Organe 143; Ätiologie 141; Blätter 135; Epidermis 140; Entwicklungsgeschichte 135; Fasern 141; Fremdkörperumschulung 139; Früchte 143; Gallen 240; Histologie 138; hyperhydrische Gewebe 139; Kallus 96, 142; Korkwucherungen 140; Kutikularepithel 138; Lentizellen 138; Mark 137; Metakutis 134 ff.; Nekrohormone 475; Nekrose 139, 143, 151; Ökologie 508; progressive Bildung 137; Rinde 137; Stoffstauung 488; suberin-freies 143; Suberinreaktion 136; Stimulation 446; Thyllen 137; Unfähigkeit zur Wundkorkbildung 141; unvollkommener 143; Wasserpflanzen 142; Wasserstoffionen 445.
 Wundreiz, Analyse 418.
 Wundrinde 113 ff., 120; Knäuel 124.
 Wurzelhaare, Chemotropismus 535; Degeneration 378; Formen-mannigfaltigkeit 457, 535; Heterotopie 400; Hypoplasie 278, 491; Infektion 298; Membrankappen 159, 334; Osmomorphosen 439; plastisches Wachstum 301; Regeneration 400; Wachstumsanomalien 297 ff.; zweikernige 343.
 Wurzeln, achsen-ähnlicher Bau 487; Ansatzstellen 493; Dimorphismus 526; Ergrünen 291, 487; Erröten 294; Gewebezüchtung 495; Hungerretiolement 45; Hypoplasie 288; Längsspaltung 172; Nekrose 388; Regeneration der Spitze

- 171ff.; Regeneration nach Spaltung 180ff.; Rotholz 478; Stecklinge und Regeneration 174; Thyllen 107; verändert 251; Zugholz 481.
- Xanthium**, Festigkeit des Holzes 269.
Xanthosoma, Enationen 346.
Xylaria, Dekapitation 174; Kallus 78; Regeneration 174, 183; Verwachsung 352.
Xylemhypoplasie 280, 536; Einfluß der N-Ernährung 445; Nekrose 383.
- Zamia**, Korkbildung 140.
Zea, Ergrünen der Wurzeln 291; Etiolement 42; Gallen 212, 233, 376; Panaschierung 24; Regeneration 181.
Zebrapanaschierung 11ff.
Zelle, Ausgestaltung 396ff.; Größe 257ff., 260, 394ff.
Zellenform 396; anomale Mannigfaltigkeit 457.
Zellfusion, Gallen 365.
Zellgänge 88.
Zellkern, Amitosen 376; auf Querwandlage 334; auf Stärkebildung 468; Degeneration 375ff.; Funktion und Lage 412ff.; isolierte 164; Membranbildung 413; Morulaform 375; Platten 375; Regeneration der Membran 164ff.; Schwellungen 357; Thyllen 102; Wirkung auf Membranbildung 468ff.
Zellreihen, Verlauf, Mechanomorphosen 428.
Zellteilung, Gallen 189; Hypoplasie 260ff.; Mechanik, abnorme 393ff.
Zellteilungsstoffe 472ff.
Zellulosescheiden um Pilzhyphen 532.
zellulösige Degeneration 370.
Zentrifuge, *Spirogyra* 326; Stomata 330.
- Zephyranthes**, Degeneration 371.
Zerreißungen der Gewebe 431.
Zezidien s. Gallen.
Zezidozoen 185.
Zezidophyten 185.
Zinksulfat, Stimulation 446.
Zinnia, Hypoplasie 281; Wirkung mechanischer Faktoren auf Histogenese 433.
Züchtung der Gewebe 494.
Zucker, Etiolement 42; Wirkung auf Anthozyanbildung 442.
Zugholz 479.
zweckmäßige Eigenschaften der Gewebe 503.
Zweigabsprünge, Trennungsgewebe 74.
zweispitzige Blätter, höhere Pflanzen 252; Moose 467ff.
Zwergblätter, Zellengröße 260.
Zwerge, japanische 263, 295; Hypoplasie 263; Korkbildung 295; Sklerose 295; Zellengröße 258.
Zygnema, Chloroplasten 270, 332; kernloses Plasma 165; Regeneration der Membran 158ff., 161ff., 167.
Zynipiden, Gallen 205; s. auch *Andricus*, *Cynips*, *Dryophanta*, *Neuroterus*.
Zygomorphie, anomale 463.
Zystolithen, Hypoplasie 273; kalkfreie 273; Heterotopie 247; Kallus 96; seitlich angeheftete 315; verzweigte 457.
Zytogenese, Korrelationen 464ff.
Zytolyse 386ff.; Bastfasern 390ff.; Entholzung 387; Fremdkörper 389; Holz 387, 391; Kallus 391; Kork 389ff.; Parasiten 387ff.; Resorption 386ff.; Stomata 389; Trauma 387; Verflüssigung 386ff.; Verquellung 386; Verwachsung 391.
Zytoplasma, Degeneration 369ff.; Erschütterungen 370; Lebendfällung 370; s. auch *Protoplasma*.

THE UNIVERSITY LIBRARY.

RECEIVED ON

14 APR 1927

ALLAH

Ernst Küster

Über Zonenbildung in kolloidalen Medien

Beiträge zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen. Heft 1

Mit 52 Abbildungen im Text

X, 111 S. gr. 8° 1913 Rmk 4.—

Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie. Bd. 30: Das Problem der organischen Formbildung ist eines der wichtigsten der Biologie. . . Küster untersucht in der inhaltsreichen, sehr anregend geschriebenen Schrift das Wesen des morphologischen rhythmischen Geschehens und unterwirft erst am Schlusse die dynamischen Rhythmen im Leben der Pflanzen einer Untersuchung. . . Im speziellen Teil geht Küster von den Versuchen Liesegangs aus. . . K. überträgt die Kenntnisse, die wir aus derartigen verhältnismäßig einfachen Diffusionsvorgängen in Gelen, die schließlich wunderbar komplizierte Strukturen zutage fördern, gewonnen haben, auf die uns bis jetzt unbekannt gebliebenen ähnlichen Strukturen in Pflanzenzellen, Geweben und Organen und zieht auch die analogen Erscheinungen des Tierreiches vergleichsweise in Betracht. . . Im Laufe der Betrachtungen werden sehr fruchtbringende Ausblicke gewonnen. Die großzügig geschriebene Schrift muß, zumal die Literatur in ausgiebiger Weise verarbeitet worden ist, Morphologen und Entwicklungsmechanikern angelegentlich empfohlen werden. Prowazek, Hamburg.

Die Entstehung der Pflanzengallen, verursacht durch Hymenopteren. Von Prof. Dr. Werner Magnus. Mit 32 Abbild. im Text und 4 Doppeltafeln. VII, 160 S. gr. 8° 1914 Rmk 9.—

Zentralblatt für Zoologie. Bd. 5, 1915: Diese schöne und äußerst wertvolle, für den Zoologen wie für den Botaniker gleich interessante Arbeit, in welcher Verf. zahlreiche eigene Beobachtungen niedergelegt hat, gliedert sich im I. „speziellen Teil“ folgendermaßen: A. Cynipiniden. 1. *Rhodites rosae* L. auf *Rosa canina*. 2. *Rhodites spinosissimae* Gir. auf *Rosa pimpinellifolia*. 3. Die übrigen *Rhodites*-Gallen der Rosa. 4. Die Entstehung der *Rhodites*-Gallen. 5. *Biorrhiza terminalis* Hart. auf *Quercus*. 6. *Andricus trilineatus* Hart. auf *Quercus*. 7. Die übrigen *Cynipiden*-Gallen der Eiche. 8. *Cynipiden*-Gallen auf anderen Pflanzen. B. Calciden. 1. *Isosoma* auf Luftwurzeln von *Ficus*. 2. *Isosoma orchidearum* I. O. W. auf *Cattleya*. 3. *Blastophaga grossorum* auf *Ficus carica*. C. Tenthredinen. 1. *Pontania proxima* Lepel. auf *Salix amygdalina*. 2. *Pontania salicis* Christ auf *Salix purpurea*. 3. *Pontania vesicator* Bremi auf *Salix purpurea*. 4. Die anderen *Pontania*-Gallen der Weide. 5. Die Entstehung der *Pontania*-Blattgallen. — Im „allgemeinen Teil“ weist der Verf. die Richtigkeit seiner vielfach im Gegensatz zu den Untersuchungen früherer Beobachter stehenden allgemeinen Schlüsse für die Ätiologie dieser Gallen nach. . . v. Dalla Torre

Die Physiologie des Saftsteigens. Von Sir Jagadis Chunder Bose, M.A., D.S.C., LL.D., F.R.S., C.S.I., C.I.E., Direktor des Bose-Forschungsinstitutes. Übersetzt von Dr. Ernst G. Pringsheim, o. ö. Prof. an der deutschen Universität in Prag. Mit 93 Abbild. im Text. X, 262 S. gr. 8° 1924 Rmk 8.—, geb. 9.50

Inhalt: 1. Das Problem des Saftsteigens. 2. Autonomisches Pulsieren. 3. Nachweis und Registrierung des Saftsteigens. 4. Bestimmung der Steiggeschwindigkeit mit Hilfe der mechanischen Reaktion. 5. Die Veränderung der physiologischen Verhältnisse und ihr Einfluß auf das Saftsteigen. 6. Transpiration. 7. Veränderungen der Transpirationsgröße bei einem Wechsel der physiologischen Bedingungen. 8. Die tägliche Veränderung der Transpiration. 9. Das Bluten der Wurzel. 10. Die Beziehungen zwischen Wurzeldruck und Bluten. 11. Tageskurve des Blutungsdruckes und der Saftmenge bei Pflanzen mit Blättern. 12. Der „weinende“ Mangobaum. 13. Das Bluten der Palmen. 14. Bestimmung der Geschwindigkeit des Saftsteigens mit der elektrischen Methode. 15. Erkennung und Registrierung der Pulsation einer einzelnen Zelle. 16. Lage der pulsierenden Zellen und Bestimmung der Wellenlänge. 17. Die Tätigkeit der Zellen beim Wassertransport. 18. Hydraulische und Nervenreflexe. 19. Schlußbetrachtung. — Register.

Das botanische Praktikum. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik für Anfänger und Geübtere, zugleich ein Handbuch der mikroskopischen Technik. Von **E. Strasburger**. Siebente Auflage. Bearbeitet von Dr. Max Koernicke, Prof. der Botanik an der landwirtschaftl. Hochschule Bonn-Poppelsdorf und an der Univers. Bonn. Mit 260 Abbild. im Text. XXIV, 833 S. gr. 8° 1923 Rmk 15.—, geb. 17.—

Naturwissenschaftl. Monatshefte. 1922, Heft 5/6: . . . Die Fülle des Neuhinzugekommenen hat der Herausgeber glänzend bemeistert und in sorgsamer Durcharbeitung ein Werk geschaffen, das nach Inhalt und Umfang die Summe alles Wissenswerten auf dem mikroskopisch-technischen Gebiete der Botanik darstellt. Seine Spezialregister (Pflanzenmaterial, Untersuchungsmaterial nach Jahreszeiten, Reagensien, Methoden) erleichtern die Benutzung. . . . R. Rein, Düsseldorf.

Das kleine botanische Praktikum für Anfänger. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik und Einführung in die mikroskopische Technik. Von **E. Strasburger**. Zehnte, verbesserte Auflage, bearbeitet von Dr. Max Koernicke, Prof. der Botanik, Bonn. Mit 143 Holzschnitten u. 3 farbigen Bildern. VIII, 275 S. gr. 8° 1923 Rmk 6.—, geb. 7.—

Die botanische Mikrotechnik. Ein Handbuch der mikroskopischen Arbeitsverfahren. Von Dr. **Hans Schneider**. Zweite Auflage des gleichnamigen Werkes von Prof. Dr. A. Zimmermann. Mit 220 Abbildungen im Text. XII, 458 S. gr. 8° 1922 Rmk 7.50, geb. 9.50

Inhalt: 1. Das Mikroskop und sein Gebrauch. Allgemeine Mikrotechnik. Die Freihandtechnik. Das Töten und Aufbewahren pflanzlicher Objekte. Die Mikrotomarbeit. Das Färben der Präparate. Das Einschließen der Präparate. Allgemeine Methoden der Verwertung von Präparaten. — 2. Die wichtigsten qualitativ mikrochemischen Verfahren zum Nachweis von Pflanzenstoffen. — 3. Die Zellwand: Allgemeines. Die einzelnen Zellwandstoffe. — 4. Der Protoplast und seine Einschlüsse. Allgemeines. Der Zellkern und seine Einschlüsse. Zentriolen. Das Plasma. Die Chromatophoren und ihre Einschlüsse. Andere eiweißartige Plasmaeinschlüsse. Ölige und gerbstoffhaltige Plasmaeinschlüsse. Einige andere Plasmaeinschlüsse bei niederen Pflanzen. — 5. Besondere Methoden zur Untersuchung von Vertretern der verschiedenen Pflanzengruppen; die wichtigsten Kulturverfahren. — Allgemeines Register. Register der Objekte.

Pflanzenphysiologie. Von Professor Dr. **W. Benecke**, Münster i. W., und Professor **L. Jost**, Heidelberg. Vierte, umgearbeitete Auflage von „L. Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“. 2 Bände.

Band I: **Stoffwechsel.** Neu bearbeitet von W. Benecke. Mit 55 Abbildungen im Text und 1 Tafel. VIII, 441 S. gr. 8° 1924 Rmk 11.—, geb. 13.—

Band II: **Formwechsel und Ortswechsel.** Von L. Jost. Mit 156 Abbildungen Text und 1 Tafel. VIII, 477 S. gr. 8° 1923 Rmk 12.—, geb. 14.—

Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Für Botaniker, Gärtner, Landwirte, Forstleute und Pflanzenfreunde. Von Dr. **Hans Molisch**, o. ö. Prof. und Direktor des pflanzenphysiolog. Instituts an der Univers. Wien. Fünfte, neubearbeitete Auflage. Mit 151 Abbild. im Text. X, 337 S. gr. 8° 1922 Rmk 6.—, geb. 8.—

Möllers Deutsche Gärtner-Zeitung, 8. Juli 1916: . . . Jedem denkenden Gärtner sei dieses prächtige Werk zu seiner Erbauung empfohlen; es werden ihm viele genüßreiche Stunden daraus erblühen.

Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch., 1916, Nr. 12: Ein Buch von Molisch zu lesen, ist immer ein reichliches Vergnügen. . . . v. Tubeuf

Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begründet 1894 von **Ed. Strasburger**, **F. Noll**, **H. Schenck**, **F. A. Wilh. Schimper**. Sechzehnte, umgearbeitete Auflage, bearbeitet von Prof. Dr. Hans Fitting, Bonn, Prof. Dr. Ludwig Jost, Heidelberg, Prof. Dr. Heinrich Schenck, Darmstadt, Prof. Dr. George Karsten, Halle-Wittenberg. Mit 844 zum Teil farbigen Abbild. im Text. VIII, 685 S. Lex. 8° 1923 Rmk 9.—, geb. 11.—